N° D'ORDRE
51

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André ARGILAS

1re Thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE *DILTA LITTORALIS* WOM. (THYSANOURE *MACHILIDAE*). ANATOMIE DE LA TÊTE ET DU THORAX. INTESTIN. SPERMATOGÉNÈSE.

2e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 Décembre 1941, devant la Commission d'Examen.

MM. FEYTAUD ..... *Président.*
DAGUIN..... } *Examinateurs.*
DANGEARD.... }

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1941

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536526_0036

N° D'ORDRE
51

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André ARGILAS

1re Thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE *DILTA LITTORALIS* WOM. (THYSANOURE *MACHILIDAE*). ANATOMIE DE LA TÊTE ET DU THORAX. INTESTIN. SPERMATOGÉNÈSE.

2e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 Décembre 1941, devant la Commission d'Examen.

MM. FEYTAUD ..... *Président.*
DAGUIN..... } *Examinateurs.*
DANGEARD.... }

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1941

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
Doyen	MERCIER ...	Physique générale.
Doyens honoraires..	DUPONT	Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
	CHAINE	Anatomie comparée et embryogénie
	PICART	Astronomie.
Professeurs honoraires	BOUNHIOL.	
	DAURE	Recteur de l'Académie de Caen.
	DEVAUX.	
	DUPONT.	
	PICART.	
	CHAINE.	
Professeurs	TROUSSET ..	Mécanique rationnelle.
	MERCIER ...	Physique générale.
	FEYTAUD ...	Zoologie et physiologie animale.
	DAGUIN	Géologie et minéralogie.
	DANGEARD ..	Botanique.
	GENEVOIS ...	Physiologie végétale et chimie biologique.
	MILLOUX ...	Calcul infinitésimal et analyse supérieure.
	TRUCHET ...	Chimie organique.
	QUELET	Chimie minérale et chimie physique.
	BRUS	Chimie.
	BRELOT	Mathématiques générales.
	AVEL	Anatomie comparée et embryogénie
	KASTLER ...	Physique expérimentale.
Maîtres de conférences honoraires.	MANVILLE.	
	ARRIVAUT.	
Maîtres de conférences	ROUSSET ...	Physique.
	DUFRÉNOY ..	Botanique.
	N...	Zoologie.
	N...	Minéralogie.
Secrétaire	ARTIGUELONG.	

R. UNIV
BIBLIOTH
T. PI

A LA MÉMOIRE DES MIENS

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE ET DE MA MÈRE

A TOUS LES MIENS
ET A TOUS CEUX QUI ONT FAIT DE MOI CE QUE JE SUIS

A MA FEMME

A LA MÉMOIRE DE MON MAITRE
LE PROFESSEUR BOUTAN

A MON AMI LE DOCTEUR R. DIEUZEIDE
CHEF DE TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ALGER

A MONSIEUR LE PROFESSEUR J. FEYTAUD

PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALE
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR

OFFICIER DE L'INSTRUCTION PUBLIQUE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE « DILTA LITTORALIS » WOM.

(THYSANOURE *MACHILIDAE*)

ANATOMIE DE LA TÊTE ET DU THORAX,
INTESTIN, SPERMATOGÉNÈSE

INTRODUCTION

LA SYSTÉMATIQUE DES *MACHILIDAE*

La sous-classe des Insectes Aptérygotes a été divisée par C. Börner (1925) en cinq ordres :

a) Les Thysanoures (Archéognathes ou *Machilodea* de Verhoeff) comprenant seulement la famille des *Machilidae;*

b) Les Zygentomes, comprenant la famille des *Lepismatidae* de Escherich;

c) Les Diplures ou Archinsectes, comprenant les familles des *Japygidae* et des *Campodeidae;*

d) Les Protoures ou Myrientomes de Berlèse;

e) Les Collemboles.

Les Insectes constituant les deux premiers ordres ont des pièces buccales libres, ce sont les Ectognathes ou Ectotrophes de Grassi. Les autres sont les Entognathes ou Entotrophes car ils ont, au contraire, leurs appendices buccaux enfermés dans des replis de la paroi céphalique.

Handschin (1929), dans le fascicule 16 de la Faune d'Allemagne, n'accorde pas à la famille des *Machilidae* ni à celle des *Lepismatidae* la valeur d'ordres. Il les maintient toutes deux dans l'ordre des Thysanoures de Latreille, réduisant ainsi à quatre le nombre des ordres d'Aptérygotes :

a) Les Protoures;

b) Les Collemboles;

c) Les Diplures;

d) Les Thysanoures.

Les deux familles composant l'ordre des Thysanoures peuvent se caractériser comme suit :

Famille des *Lepismatidae.* — Le thorax est aplati; ils ont uniquement des ocelles; les palpes maxillaires ont cinq arti-

cles; il n'y a d'appendices styliformes que sur les sternites des derniers segments abdominaux. Les *Lepismatidae* ne sautent pas, mais courent avec agilité.

Famille des *Machilidae*. — Ils ont le thorax très gibbeux; des yeux composés juxtaposés et trois ocelles; les palpes maxillaires ont sept articles; presque tous les segments abdominaux portent des stylets. Les *Machilidae* ont la faculté de sauter, non point, comme l'affirment beaucoup d'auteurs, probablement à la suite de Jourdain (1888), simplement en détendant les derniers stylets abdominaux, dont la fragilité, la petite taille et la musculature réduite en font des organes incapables de propulser l'animal, mais par un mécanisme complexe, étudié par Willem (1929) sur *Petrobius maritimus*, dans lequel intervient l'abdomen en entier.

Alors que la systématique des *Lepismatidae* a fait l'objet d'un travail fondamental de la part d'Escherich (1905), rien de semblable n'a été publié sur les *Machilidae;* peut-être est-ce une des causes qui ont détourné les naturalistes de ces Insectes intéressants à plus d'un point de vue.

Pendant ces quarante dernières années, c'est surtout à l'étranger que des travaux de systématique, plus ou moins importants, plus ou moins heureux, ont vu le jour. Citons : Silvestri, Verhoeff pour l'Europe Centrale, Stach pour la Pologne et l'Espagne, L. Navas pour l'Espagne, Bagnall, Carpenter, Reilly et Womersley pour la Grande-Bretagne, Tuxen pour le Danemark.

Les entomologistes ont été longtemps sans découvrir une méthode qui permette d'identifier sûrement les espèces. Il n'y a qu'à lire les auteurs anciens cités et passés en revue par J. Lubbock, et Lubbock lui-même (1873), pour s'apercevoir de la fragilité des caractères pris en considération : longueur relative des antennes et des cerques, coloration, etc. Silvestri pense pouvoir s'appuyer sur la forme des yeux et des ocelles, mais elle varie avec l'âge des insectes, comme l'a montré Verhoeff. Bien plus féconde est la méthode de Stach, qui non seulement compte les articles des gonapophyses comme le faisait Verhoeff, mais étudie l'armature même de ces pièces. Sans doute ouvre-t-il une voie fructueuse.

Tout n'est cependant pas facile dans l'étude des *Machilidae*. Ce sont des insectes relativement rares et quand on les rencontre c'est presque toujours en petit nombre. Nous ne

connaissons actuellement aucun signe extérieur permettant d'affirmer que nous sommes ou non en présence d'adultes. Comme nous avons pu nous en rendre compte fréquemment pour *Dilta littoralis*, ces insectes sexuellement mûrs sont encore capables d'effectuer des mues au cours desquelles il peut se produire des changements morphologiques. Il faudrait évidemment commencer par l'étude soigneuse des stades larvaires. Les caractères des adultes sont sujets à des variations dont les limites devront être déterminées par les méthodes biométriques, ce qui implique un travail long et délicat, étant donné qu'il faut des heures pour disséquer et monter convenablement un Machilide.

La plupart des espèces décrites à ce jour doivent être soumises à une révision soigneuse et l'on sera peut-être amené à faire table rase de tout ce qui a été écrit avant une certaine époque.

Un certain nombre de formes signalées en France ont cependant de grandes chances d'être de bonnes espèces.

LES *MACHILIDAE* EN FRANCE

Petrobius maritimus Leach est le *Machilis maritima* de Latreille. Cette espèce est commune sur les rochers du bord de la mer à Roscoff et Wimereux (Finot) ; elle peut remonter le long des estuaires (Giard).

Elle est connue en Grande-Bretagne (Carpenter, Reilly), en Hollande (Oudemans), au Danemark (Verhoeff), en Irlande et aux Iles Canaries (Lubbock).

Cet insecte vit dans la zone battue par les embruns. Sa biologie a été étudiée par Willem (1924).

Pour Tuxen, le *P. maritimus* de Leach pourrait comprendre plusieurs espèces.

R. Denis, dans sa quatrième note sur la Faune française des Aptérygotes, signale, en outre, un *Dilta* pris à l'Ile d'Yeu dans la zone mouillée par les embruns (peut-être est-ce *D. littoralis*), le *Trigoniophtalmus alternatus* Silvestri et le *Machilis cylindrica* Geoffroy.

Trigoniophtalmus alternatus Silvestri est commun dans la Côte-d'Or. Il est représenté dans la collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, collection étudiée en 1907 par Silvestri; les individus proviennent d'Asnières-sur-Oise, de

Lyons-la-Forêt, des Alpes-Maritimes, de Monaco et d'Espagne. Silvestri l'avait trouvé en Italie (Portici). Wygodzinsky (1940) le signale en Suisse. *T. britannicus* Womersley représente le genre en Grande-Bretagne.

Machilis cylindrica Geoffroy, qui abonde aux environs de Montpellier, est sans aucun doute identique à *M. annulicornis* que Latreille avait décrit et étudié dans l'Yonne. Il est connu en Suisse (Wygodzinsky). Nous l'avons trouvé, mais rarement, dans le département de la Gironde.

Dans une note récente, Wygodzinsky (1941), à la suite d'une étude de la collection des Machilides du Muséum de Paris, décrit trois espèces nouvelles : *Machilis pyrenaica,* des Pyrénées-Orientales; *M. provincialis,* de la Drôme (collines au Sud de Montélimar) et du Var (Toulon); *M. monticola,* des Hautes-Alpes (Le Grave, La Meije). Les deux premières espèces avaient été confondues par Silvestri (1907) sous le nom de *M. cylindrica.*

L'auteur découvre encore dans cette collection le *M. haasi* (Banyuls-sur-Mer) décrit par Stach (1930) sur des exemplaires provenant du Nord de l'Espagne; l'espèce est aussi connue en Suisse (Wygodzinsky).

Nous avons nous-même, en 1939, signalé en France la présence de *Dilta littoralis* Womersley. Nous en avons donné une description plus complète que celle de Womersley.

Cette espèce est très commune en Gironde, surtout dans la forêt. Elle vit de préférence au milieu des aiguilles de pin tombées à terre, dans les endroits peu broussailleux.

Elle est connue en Grande-Bretagne (Womersley) et en Suisse (Wygodzinsky). Elle a sans doute en France une grande aire de répartition.

En chassant *D. littoralis,* il nous est arrivé de capturer quelques rares *M. annulicornis,* mais ceux-ci paraissent préférer les sous-bois de chênes.

On a parfois signalé en France le *Machilis polypoda* L. (Finot, Silvestri, Houlbert). Nous ne saurons probablement jamais à quoi se rapporte la description de Linné qui convient à bon nombre de Machilides connus actuellement.

HISTORIQUE DES PRINCIPAUX TRAVAUX SUR L'ANATOMIE DES *MACHILIDAE*

Les travaux les plus importants que nous possédions sur l'anatomie des *Machilidae* sont des travaux anciens et c'est une des raisons pour lesquelles, sur les conseils du Professeur Feytaud, nous avons entrepris des recherches sur celle de *Dilta littoralis* Womersley que nous récoltons facilement aux environs de Bordeaux. Dans cet aperçu historique, nous ne citerons que les écrits essentiels. Nombreux sont les auteurs qui, à l'occasion, ont signalé quelques particularités morphologiques ou anatomiques du genre *Machilis;* elles sont d'ailleurs puisées, pour la plupart, dans les travaux que nous allons indiquer. Nous les suivrons dans l'ordre chronologique et donnerons, pour chacun d'eux, une courte analyse, nous réservant, par la suite, de revenir sur les points qui nous intéressent plus particulièrement.

Jourdain (1888) étudie, sur *Petrobius maritimus,* la disposition des stylets abdominaux et des vésicules exsertiles de l'abdomen qui, d'après lui, seraient peut-être des organes destinés à absorber l'eau. Il homologue les stylets coxaux des pattes aux exopodites des Crustacés.

Grassi (1889), dans son mémoire fondamental qui développe une série de publications antérieures sur l'anatomie comparée des Thysanoures (les Aptérygotes sans les Collemboles), donne l'essentiel sur la morphologie et l'anatomie topographique des organes de *Machilis* (sans nom d'espèce).

Oudemans (1887) fait un travail comparatif sur les Collemboles et les Thysanoures; il étudie plus spécialement *Machilis maritima* Latreille (*Petrobius maritimus* Leach).

Becker (1898) précise quelques points de l'anatomie de *Machilis maritima* dans le but, dit-il, de rectifier quelques erreurs de ses prédécesseurs.

Dans ses recherches sur les Collemboles et les Thysanoures, Willem (1900) s'attache surtout aux Collemboles. Il donne néanmoins un résumé des caractères morphologiques et anatomiques de *Machilis,* étudie quelque peu l'ovogénèse, l'anatomie du testicule, mais ne parle pas de la spermatogénèse.

Lecaillon (1900) étudie la structure de l'ovaire de *Machilis maritima.*

L'histologie des ocelles et des yeux de deux *Machilis* non

déterminés a fait l'objet d'un travail de Hesse (1901). L'auteur complète la description d'Oudemans et montre que la disposition des cellules cornéagènes, situées entre le cône cristallin et la cornée, rapproche les yeux des *Machilis* de ceux des Crustacés.

Verhoeff, au cours de travaux plus généraux, a étudié les formations sternales de l'abdomen des *Machilis* (1902), le thorax (1903), la morphologie et la musculature de la tête de deux espèces de *Machilis* de l'Europe Centrale (1905). Nous reparlerons plus en détail des données contenues dans cette dernière étude.

Dans une série de notes et dans un mémoire qui les résume, Bruntz, en 1908, étudie les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures, en particulier *Machilis polypoda* et *M. maritima*. C'est seulement depuis cette époque que nous connaissons l'anatomie et la cytologie des reins céphaliques. Nous avons pu contrôler, point par point, sur *Dilta littoralis*, les résultats obtenus par Bruntz sur d'autres espèces.

A la même époque, au moyen d'injections physiologiques, Bruntz cherche à préciser le mécanisme de l'excrétion et de la phagocytose chez les Thysanoures, après avoir décrit les globules sanguins chez *M. maritima*.

Bär, en 1912, apporte une contribution importante à la connaissance des Thysanoures. Il fait une revue critique des travaux parus auparavant sur la systématique et l'anatomie des *Machilidae*. Un paragraphe traite de certaines particularités biologiques de ces insectes, nous en retiendrons les points suivants :

L'auteur rappelle que R. et H. Heymons (1905, Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*, *Verhandl. d. deutschen zool. Ges.*, Bd. 15), sur trois cents *Machilis* (sp. ?) récoltés en juillet 1911, n'ont pas trouvé un seul mâle et qu'un grand nombre de femelles avaient leur spermathèque vide; ils avaient admis la possibilité d'une parthénogénèse thélytoque (accidentelle). Bär a capturé plus de mâles que de femelles. Parmi les *Dilta littoralis* de la région bordelaise, nous estimons qu'il y a environ trois fois plus de femelles que de mâles.

Bär croit avoir observé l'accouplement de *Machilis* dont il ne donne pas le nom spécifique, par deux fois, le 31 mai et le 1er juin, à la nuit tombante. Les Insectes, dès qu'ils étaient surpris, se dérobaient à la vue de l'observateur. Aussi l'auteur n'ose affirmer qu'il y eut réellement copulation. Il donne

(fig. 6 *a*, pl. I) une figure de l'attitude prise par les deux *Machilis;* étant donné la structure des génitalia, il nous paraît peu probable qu'il s'agisse là du moment principal de la copulation. Nous n'avons jamais pu surprendre, dans nos élevages (1), l'accouplement de *Dilta littoralis*.

La ponte, d'après Bar, commence en octobre et se poursuit en novembre avec une intensité accrue. Les œufs sont pondus sur les pierres, en groupes formant de petites taches noires, ils portent des grains de sable et des écailles collés sur le chorion. En captivité, l'auteur a découvert une ponte le 7 juin 1911, les œufs étaient de teinte jaune-verdâtre. Jamais nous n'avons vu de ponte de *Dilta littoralis*, mais l'examen des coupes de femelles nous indique que, pour cette espèce, la période de ponte se place à la fin de l'été.

Pour Bar, le développement larvaire des *Machilidae* dure de deux à trois ans. Nous pensons que *Dilta littoralis* met trois ans pour devenir adulte; on peut, en effet, séparer en trois lots de taille bien différente les sujets récoltés en été; notons toutefois que pendant les deux premières années l'accroissement serait plus rapide que pendant la dernière.

Puis Bar décrit la coloration de quelques stades larvaires et de quelques adultes des genres : *Machilis, Trigoniophtalmus* et *Dilta*.

Il donne de brefs renseignements sur l'anatomie du système nerveux céphalique; nous en ferons état quand nous étudierons celui de *D. littoralis*.

La partie la plus importante de son mémoire est consacrée à l'étude du vaisseau dorsal (anatomie et histologie), des muscles aliformes, ainsi qu'au mécanisme de la circulation.

Il note, à propos des travaux de Grassi, sur le problème du vol, l'intérêt que peut offrir la comparaison du système musculaire des *Machilidae* avec celui des Insectes ailés. C'est la tâche que nous avons entreprise — du moins pour le thorax — dans le deuxième chapitre du présent mémoire.

En 1920, Holmgren décrit le tentorium de *Machilis*, sans nom d'espèce.

Des notes biologiques sur *Machilis maritima* sont publiées

(1) Nous élevons ces insectes dans de grands cristallisoirs dont le fond est couvert d'une couche de sable de 7 à 8 centimètres, pris dans la forêt, dans lequel nous plantons quelques touffes de mousse que nous arrosons de temps en temps. Nous disposons sur le sable un léger matelas d'aiguilles de pin. Les *Machilis* ne montent pas le long de la paroi de verre.

en 1924 par Willem (alimentation, mécanisme du saut, etc.).

Ewing (1928) étudie la patte de *Machilis* (indéterminé) dont la musculature avait déjà été décrite par C. Börner (1921). Il montre, ce que nous avons vérifié sur *D. littoralis,* que les stylets coxaux des pattes n'ont pas de musculature propre, contrairement à ce qu'avait affirmé Verhoeff (1903).

Debaisieux (1938), au cours d'un travail très important sur les organes scolopodiaux des pattes des Insectes, décrit ceux de *Petrobius maritimus.* Chez *Dilta littoralis,* ces organes, que nous avons examinés sans procédé spécial, paraissent avoir même structure que ceux de *P. maritimus.*

Nous citerons pour mémoire une publication que nous n'avons pu réussir à nous procurer, de W.-A. Hilton (The nervous system of *Thysanura, Ann. Ent. Soc. Amer. Colombia,* 1917), où il est peut-être parlé des *Machilidae.*

PLAN DE NOTRE TRAVAIL

Dans la première partie, nous reprenons l'étude de la musculature de la tête de *D. littoralis,* non point à l'aide de dissections ou sur des préparations éclaircies comme l'avait fait Verhoeff, mais sur des reconstitutions établies d'après des coupes. Nous verrons que, de cette manière, il nous sera possible de rectifier certaines erreurs de Verhoeff. Nous étudierons le tentorium, le système nerveux céphalique dont nous pourrons comparer la topographie avec celle des Ptérygotes et celle des Collemboles dont l'anatomie de la tête a fait, en 1928, l'objet d'un travail très important de Denis.

Dans la deuxième partie, nous traiterons de la musculature thoracique afin de la comparer avec celle des Orthoptères que des travaux récents nous ont fait connaître.

L'étude du tube digestif sera entreprise dans la troisième partie. Nous étudierons la cytologie, le cycle sécrétoire de l'épithélium des cœcums gastriques et de la partie antérieure du tube. Nous n'avons pu fixer, d'une manière convenable, la partie médiane et postérieure de l'intestin moyen. Nous ferons connaître les hypothèses que nous suggèrent les figures présentées par les nids de cellules de remplacement. La cytologie de l'épithélium du proctodeum terminera ce chapitre.

La dernière partie sera consacrée à l'étude de la spermatogénèse, inconnue jusqu'à présent dans toute la famille des *Machilidae.*

Pour chaque partie nous signalerons les points particuliers de technique.

Il y a un problème auquel nous avons réfléchi et, qu'avant la guerre, il était dans nos intentions d'aborder. Nous voulons parler du problème de l'excrétion chez les *Machilidae*. Ces insectes possèdent des tubes de MALPIGHI et des reins céphaliques. BRUNTZ a étudié l'excrétion au niveau des reins céphaliques au moyen de la méthode d'injection des colorants. Mais nous savons que les résultats des travaux récents de Pol GÉRARD, CORDIER et LISON, sur les phénomènes d'athrocytose et sur le mécanisme cytologique de l'élimination des colorants dans les organes excréteurs, sont tels que les recherches antérieures publiées sur l'élimination des matières colorantes par les organes excréteurs sont à reprendre sur de nouvelles bases. De plus, il serait intéressant de savoir quelles sont, de ces matières, celles qui sont éliminées par le rein et celles qui le sont par les tubes de MALPIGHI.

M. le Docteur J. FEYTAUD, Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux, nous a proposé le sujet de cette thèse. Nous lui devons notre respectueuse gratitude, non seulement pour les encouragements qu'il nous a prodigués et que, bien souvent, nous sommes allé chercher auprès de lui, quand la tâche nous paraissait trop lourde, mais, aussi, pour les judicieuses critiques qu'il nous a adressées.

M. R. DENIS, Professeur à la Faculté des Sciences de Dijon, spécialiste d'Aptérygotes, nous a rendu l'inestimable service, dès le début de notre travail, de nous faire profiter et de son expérience et de réflexions générales sur les *Machilidae*. Nous lui en sommes grandement reconnaissant.

Presque toute la partie technique a été effectuée dans le laboratoire du Professeur G. DUBREUIL, de la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Bordeaux. Dans un milieu sympathique et accueillant, nous avons eu à notre disposition d'excellents moyens de travail et bénéficié de précieux conseils. Que M. le Professeur DUBREUIL et M. le Professeur LACOSTE veuillent bien croire à notre profonde reconnaissance.

Nous avons souvent fait appel, pour la technique cytologique, à l'habileté de notre ami M. MALVESIN-FABRE, assistant au laboratoire de botanique de la Faculté des Sciences de Bordeaux. Nous sommes heureux de lui adresser, à cette place, nos remerciements amicaux.

CHAPITRE PREMIER

L'ANATOMIE DE LA TÊTE DE « DILTA LITTORALIS » WOM.

I. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE DES INSECTES PTÉRYGOTES — EN PARTICULIER CELLE DES ORTHOPTÈRES — ET CELLE DE *DILTA LITTORALIS*.

Nous décrirons tout d'abord succinctement, d'après Snodgrass (1928), la capsule céphalique des Insectes Ptérygotes, plus particulièrement celle des Orthoptères.

Chez ces derniers, le vertex est divisé en deux moitiés, gauche et droite, par la suture coronale qui se bifurque en avant pour donner les deux sutures frontales se terminant chacune près de l'articulation antérieure de la mandibule. Les sutures frontales, fortement divergentes, délimitent le front qui porte, d'ordinaire vers le sommet, l'ocelle médian. Le front est suivi par les clypéus et le labre.

La partie postérieure du crâne est occupée par le trou occipital. On nomme aire occipitale la surface du crâne qui le borde. La suture occipitale sépare l'aire occipitale du reste de la capsule, elle se termine, de chaque côté, un peu en avant de l'articulation postérieure de la mandibule. Cette suture porte intérieurement un épaississement chitineux.

L'aire occipitale est parfois divisée par une suture postoccipitale qui isole ainsi, en arrière, une zone postoccipitale à laquelle fait suite la membrane du cou. Cette dernière suture se termine aussi près de la bordure inférieure du crâne et porte des apodèmes où s'attachent les muscles du cou et du thorax.

Les portions latérales du crâne situées au-dessus de la suture subgénale forment les régions jugale et postjugale séparées par la suture occipitale.

Quelquefois, une suture épistomale unit les extrémités antérieures des deux subgénales, cette suture peut coïncider avec la limite entre le front et le clypéus. Elle varie beaucoup dans sa forme et dans sa position; typiquement, elle unit les condyles antérieurs des mandibules.

Les dépressions tentoriales sont les dépressions marquées à la surface du crâne par les quatre pieds du tentorium, pièce endosquelettique, typiquement en forme d'X, dont deux branches sont dirigées en avant et deux en arrière. Les dépressions antérieures des Ptérygotes sont constamment situées sur la suture subgénale, au-dessus et en avant de l'articulation antérieure de la mandibule. Parfois, rapprochées au-dessus du clypéus, elles se trouvent sur la suture épistomale; elles indiquent toujours la position de la suture subgénale ou de la suture épistomale. Les postérieures sont à la base de la suture postoccipitale qui prend de ce fait une grande importance, soulignée par Snodgrass (1928). Il adopte, à son sujet, les conclusions de Riley (1904) qui en fait une suture intersegmentaire séparant le segment maxillaire du segment labial; le sclérite postoccipital serait alors un reste du segment labial.

Examinons maintenant la tête de *Dilta littoralis,* vue de côté (fig. 1); nous sommes frappés par le petit développement de la capsule céphalique. Il semble que les appendices céphaliques ont refoulé vers le haut les formations pleurales et tergales. La juxtaposition des yeux composés accentue encore cette impression. En arrière des yeux, nous trouvons une suture profonde qui disparaît près de la bordure de l'épicrâne entre les mandibules et les maxilles *(sut. occip.)*. Elle diffère de la suture occipitale des Ptérygotes par sa position relative. Elle semble séparer le segment mandibulaire du segment maxillaire. Nous trouvons un homologue de cette suture chez certains Crustacés Phyllopodes et Malacostracés, où Crampton (1928) lui a donné le nom de suture mandibulo-maxillaire. Nous lui garderons le nom de suture occipitale car, sur la crête qu'elle détermine, s'insèrent, comme nous le verrons par la suite, aussi bien des muscles mandibulaires que des muscles maxillaires.

Un peu plus en arrière, sur la postjoue, est un sillon très court, se dirigeant vers l'arrière *(sut. postoc.)*. Il ne porte

pas trace des dépressions tentoriales postérieures, refoulées à l'intérieur. Nous l'assimilons à la suture postoccipitale des Ptérygotes. Elle se perd vers le haut du crâne. La suture occipitale pourrait avoir usurpé une partie de ses fonctions,

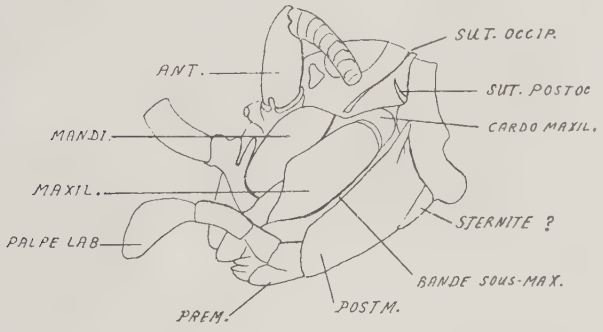


Fig. 1. — Vue latérale de la tête de *Dilta littoralis* Wom.

PREM., prementum. – *POST.*, postmentum.

car la crête interne de cette dernière porte deux apodèmes développés qui sont, chez les Ptérygotes, l'apanage de la suture postoccipitale, et sur lesquels se fixent les muscles longitudinaux dorsaux du thorax.

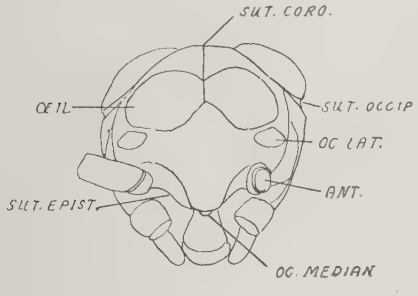


Fig. 2. — La tête vue en dessus.

Sur le sommet de la tête (fig. 2), une suture perpendiculaire à la suture occipitale *(sut. coro.)* se dirige vers l'avant, jusqu'à la ligne d'union des yeux, elle ne se continue pas au delà. C'est la suture coronale.

Dans la région située entre les trois ocelles, nous ne remarquons aucune suture. Une crête se présente sur la ligne médiane, son extrémité antérieure est occupée par l'ocelle impair.

Les bases des antennes sont rapprochées l'une de l'autre.

Au-dessous de l'ocelle impair naît, par une base étranglée, ce que nous appellerons provisoirement le clypéus, indivis; la suture épistomale en indique la limite supérieure.

De chaque côté de la partie supérieure du clypéus (fig. 3), nous voyons une dépression qui marque la naissance du pied du tentorium antérieur; il y a là trois épaississements chitineux qui s'enfoncent dans la cavité du crâne : l'un est constitué par la partie supéro-latérale du clypéus, l'autre par la base de l'antenne et le troisième par la suture épistomale.

La partie distale du clypéus est élargie; elle est suivie par le labre, de taille réduite, au-dessous duquel les portions incisives des mandibules entrent en contact.

Le préfront, d'après la définition de Berlèse (1909), serait donc constitué par la zone entourant l'ocelle médian, tandis que le postfront, ici très développé, serait la surface qui va jusqu'aux yeux et qui porte les ocelles pairs.

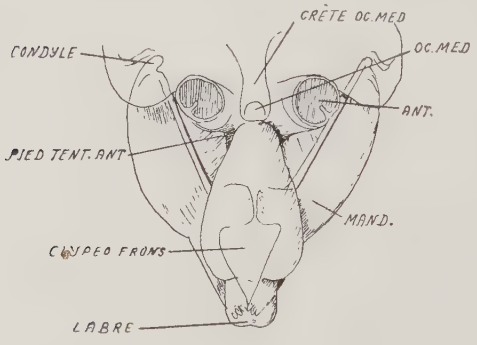


Fig. 3. — La partie antéro-supérieure de la tête.

Extérieurement nous ne voyons aucune trace des pieds du tentorium postérieur. Ceux-ci sont enfoncés et coïncident avec l'articulation du cardo maxillaire, qui pénètre profondément dans le crâne. Cette particularité a été signalée, chez divers Machilides, par C. Börner (1904), par Verhoeff (1905), par Holmgren (1920). D'après un dessin de Snodgrass (1935, fig. 82 A), dans le genre *Nesomachilis* (g. néozélandais), le pied du tentorium postérieur est dégagé de l'articulation de la maxille avec le crâne, et apparaît entre la maxille et la base du labium. Visible de l'extérieur, il a une disposition identique à celle qu'il présente chez les Orthoptères.

La capsule céphalique porte des feuillets pleuraux surtout développés au niveau des condyles mandibulaires qui s'articulent sur le feuillet réfléchi. Les condyles sont enfoncés dans la tête.

Le trou occipital est largement ouvert, il est divisé en deux par la lame tentoriale postérieure; l'orifice supérieur est en partie occupé par les deux apodèmes de la crête occipitale

(fig. 4), l'orifice inférieur correspond à l'ouverture de la poche formée par le labium.

Pour Verhoeff (1905), c'est au cours du développement larvaire que les bases antennaires et les yeux se rapprocheraient. Examinant de jeunes *Machilis* du Sud du Tyrol et du Siebengebirbe *(M. tirolensis* et *M. polypoda)*, il a observé que la ligne mitoyenne aux deux yeux s'allonge à mesure que les insectes grandissent, et que les bases antennaires sont plus écartées chez les jeunes que chez les adultes. C'est le rapprochement vers le haut des parties latérales qui expliquerait, pour Verhoeff, l'exiguïté de la capsule céphalique. Il est vrai que l'auteur n'indique pas la taille des jeunes qu'il a étudiés. Nous avons essayé de vérifier les faits énoncés plus haut sur de jeunes *Dilta littoralis* de 4 millimètres, en les comparant aux adultes; nous n'avons noté rien de particulier. Cependant, comme nous le verrons par la suite, la disposition de certains muscles maxillaires, situés au-dessus des muscles mandibulaires, semble prouver le bien fondé de l'explication de Verhoeff.

II. — ENDOSQUELETTE DE LA TÊTE DE *DILTA LITTORALIS*

L'étude de l'anatomie de la tête sera rendue plus facile si nous connaissons, à l'avance, la topographie des formations endosquelettiques.

Verhoeff (1905) décrit les pièces tentoriales de *Machilis* (sur les espèces citées plus haut). Pour lui, le tentorium de ces insectes est un complexe qui comprend :

1° Une tige transverse ou *transversarium (hinteren Querbalken)*;

2° La croix médiane *(mittlere Kreuz)*;

3° Les plaques tentoriales *(Tentoriumplatten)*.

La tige transverse est située dans l'intérieur du submentum, elle unit les deux articulations des cardos maxillaires. Interrompue en son milieu, elle se prolonge à l'intérieur de la tête, vers l'avant, en une plaque divisée en deux par une crête médiane longitudinale, chaque demi-plaque (sclérite latéral de Verhoeff) est articulée avec la membrane située sur toute la longueur des maxilles (nous reparlerons, plus bas, de cette membrane que nous appellerons bande sous-maxillaire).

La croix médiane occupe l'extrémité libre de la crête médiane; la grande branche de la croix est constituée par la crête elle-même, qui se prolonge en avant par une fine bandelette; les deux branches latérales divergent en avant.

Entre les mandibules, et parallèlement à elles, se trouve un ruban épais, bifurqué en avant. Verhoeff le nomme ruban mandibulo-tentorial. Il est situé au-dessus de la bandelette médiane et relié à elle.

Transversarium, sclérites latéraux, croix médiane et ruban mandibulo-tentorial constituent le tentorium postérieur, sans relation avec la partie antérieure de la capsule céphalique.

Le tentorium antérieur comprend les plaques tentoriales que Verhoeff appelle aussi tentoriums antennaires. Elles naissent comme nous l'avons indiqué plus haut pour *D. littoralis.* Les plaques ont une grande surface et possèdent un long processus filiforme constituant le tendon d'un muscle qui s'attache dans le voisinage des yeux.

Nous reconnaissons, dans la morphologie du tentorium des *Machilidae,* la structure type du tentorium des Aptérygotes; mais chez ces derniers la partie antérieure et la partie postérieure ne sont pas soudées pour constituer un corps central comme chez les Ptérygotes.

Holmgren (1920), chez *Machilis* (sans nom spécifique), retrouve aussi les deux tentoriums cuticulaires, mais il ajoute un tentorium tendineux dont nous aurons à reparler.

Le tentorium des *Machilidae* a retenu, à diverses reprises, l'attention de Snodgrass, notamment dans son travail sur la morphologie de la tête des Insectes (1928) et dans son traité de 1935. Pour lui, le tentorium antérieur de *Nesomachilis maoricus* (tentorium antennaire de Verhoeff) est une dépendance de l'hypopharynx, qui serait porté par une paire de plaques (notées *H S* dans la figure 21 E, 1928) dont la base est fusionnée largement avec la partie supérieure du clypéus. Chaque plaque tentoriale est prolongée, à l'intérieur de la tête, par un long apodème (noté *H A*) qui longe le pharynx. Le tentorium antérieur est constitué par les plaques de suspension de l'hypopharynx.

Le tentorium postérieur comprend une barre transversale (le *transversarium* de Verhoeff). Les cardos maxillaires sont insérés, nous l'avons déjà vu, en avant des dépressions tentoriales. De la partie médiane de la barre se détache un apodème, fourchu à son extrémité, dirigé vers l'avant; il correspond à

la crête médiane et à la croix moyenne de VERHOEFF. SNODGRASS ne parle pas des sclérites latéraux de VERHOEFF; il ne cite d'ailleurs, à aucun moment, les travaux de celui-ci sur la tête des *Machilidae*.

Les trois auteurs précités s'accordent donc en ce qui concerne la forme générale du tentorium des *Machilidae*. Mais le tentorium antérieur, antennaire pour VERHOEFF, est considéré par SNODGRASS comme un organe de soutien de l'hypopharynx.

Nous avons étudié l'endosquelette céphalique de *D. littoralis* sur des têtes vidées par la soude chaude et colorées par l'acide pyrogallique en solution aqueuse. La dissection des têtes ainsi préparées permet de séparer facilement des groupes de constituants que nous nommons étages, sans leur accorder de signification morphologique.

Celui qui se détache en premier lieu entraîne la capsule céphalique, le clypéus, le labre, les mandibules et le tentorium antérieur (fig. 4). Notre dessin est asymétrique parce que le côté droit est légèrement tiré vers l'arrière pour montrer le pied du tentorium que nous avons déjà mentionné. Nous noterons sur le pied deux apodèmes proximaux, arrondis; l'antérieur est le prolongement de la crête supérieure du clypéus, l'interne, issu de la crête épistomale, touche son symétrique sur la ligne médiane. Faisant suite au pied, nous trouvons une plaque, légèrement échancrée à la partie supérieure, qui porte, en arrière, deux apodèmes; l'un, très long, dirigé vers le haut, l'autre, beaucoup plus court, situé en dessous. L'apodème du muscle tergal de la mandibule passe au-dessus des plaques tentoriales.

Quand la dissection a été soigneusement effectuée, deux lambeaux représentent les deux superlingues de l'hypopharynx qui restent appendues à la membrane périorale.

Notre dessin prouve amplement que le tentorium antérieur, tentorium antennaire de VERHOEFF, n'est pas, comme le voudrait SNODGRASS, un appareil de suspension des superlingues, encore moins de la lingua dont nous trouverons ailleurs les formations de soutien. Ainsi donc, en ce qui concerne *Dilta*, et sans doute tous les *Machilidae*, nous devons abandonner l'interprétation de SNODGRASS.

L'étage que nous pouvons isoler ensuite est d'une structure complexe (fig. 5); il comprend les maxilles et tout ce qui se trouve entre ces appendices. Il faut le disséquer en lui faisant

entraîner la lingua sur la face inférieure et les superlingues sur la face supérieure.

La figure 5 est une vue en dessus. Entre les maxilles s'étend une plaque membraneuse percée, en avant, d'un large orifice dans lequel passe le collier périœsophagien; en arrière, la plaque se termine au niveau du trou occipital. Elle est constituée par les deux sclérites latéraux de VERHOEFF. Nous reconnaissons le *transversarium* de VERHOEFF qui unit les bases d'insertion des cardos maxillaires et qui représenterait à lui seul, pour SNODGRASS, dans le genre *Nesomachilis*, le tentorium postérieur. Il n'est pas interrompu au milieu, comme dans les espèces de VERHOEFF, mais au contraire porte une pointe trapue qui se dirige postérieurement. Nous retrouvons la crête médiane de VERHOEFF qui sépare les deux sclérites latéraux et la croix médiane dont la branche centrale est fréquemment dissoute par la soude, mais qui est visible sur les coupes; elle donne attache à des muscles maxillaires.

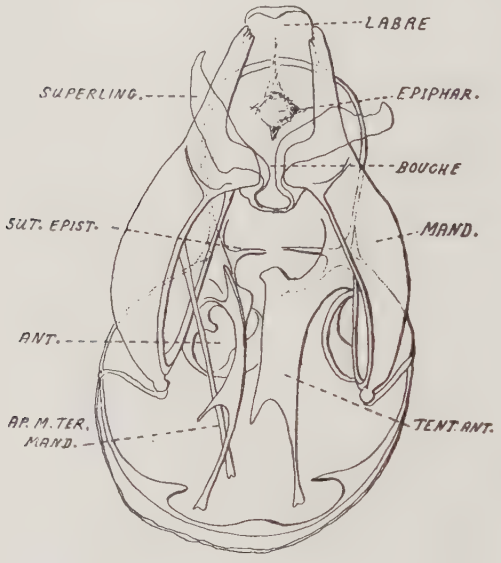


FIG. 4. — Dessin d'une préparation éclaircie montrant la capsule céphalique, le clypéus et le labre, le tentorium antérieur et la place des superlingues (vue en dessous).

AP. M. TER. MAND., apodème du muscle tergal mandibulaire.

Les sclérites latéraux forment un toit dont la crête médiane occupe le sommet, les bords du toit coïncident avec les bords inférieurs de l'ouverture des maxilles.

Deux tiges droites, légèrement convergentes vers l'avant, limitent latéralement l'orifice antérieur de la plaque tentoriale, ce sont les fulcres hypopharyngiens qui constituent l'appareil

de soutien de la lingua. Ils sont une dépendance du tentorium postérieur, et non de l'antérieur comme le voudrait Snodgrass. Verhoeff, qui ne paraît pas avoir saisi leurs rapports, ne les incorpore pas au tentorium. Les superlingues, situés au-dessus de la lingua, sont unis en dessus — comme nous l'avons vu

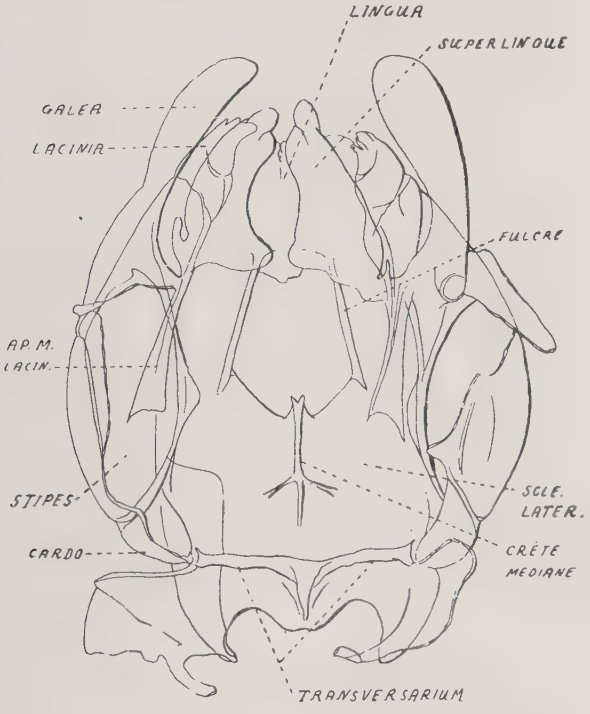


Fig. 5. — Dessin d'une préparation éclaircie montrant les maxilles, l'hypopharynx et ses fulcres, le tentorium postérieur (vue en dessus).

AP. M. LACIN., apodème des muscles de la lacinia.

— à la membrane périorale, en dessous à la lingua et latéralement aux forts apodèmes *(AP. M. Lacin.)* des muscles de la lacinia.

En somme la plaque membraneuse intermaxillaire comprend : les sclérites latéraux, le *transversarium*, la crête médiane, la croix médiane, formations décrites par Verhoeff, et les fulcres hypopharyngiens qu'il n'avait pas signalés.

Une bonne figure d'ensemble des deux étages superposés a été donnée par Holmgren (1920).

Le troisième étage est constitué par le labium.

III. — LE LABRE ET LES MUSCLES PRENANT NAISSANCE SUR LE LABRE ET SUR LE CLYPÉUS

Le labre est petit, sa face supérieure porte une crête chitineuse, munie au sommet d'un bouton articulaire (fig. 6).

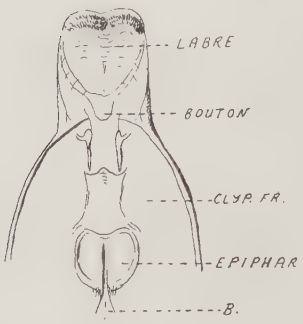


Fig. 6. — Dessin de la partie antérieure du clypéus et du labre, d'après une préparation éclaircie (vue en dessous).

Si nous examinons l'extrémité du clypéus et le labre par la face inférieure sur des têtes éclaircies, nous voyons, par transparence, la crête labrale et son bouton. Sur la paroi inférieure, celle qui fait face à l'observateur, il y a deux épaississements cuticulaires longitudinaux ayant chacun une apophyse interne. Il s'agit là du *Labralgerüst* de Verhoeff. En arrière se détache un champ grossièrement rectangulaire limité par des plis. Ce champ s'appuie sur l'épipharynx : plage cuticulaire cordiforme, terminée postérieurement par deux lobes pourvus de soies dirigées en arrière. Entre les lobes apparaît le début de l'ouverture buccale. Ces formations clypéales constituent le *clypeopharyngeale Gerüst* de Verhoeff.

La musculature clypéo-labrale comprend les muscles suivants (1) (fig. 7) :

Elévateurs du labre (II). — Ils naissent dans le tiers supérieur du clypéus et vont s'insérer sur le bouton labral. Quelques fibres, parmi les internes, ne s'arrêtent pas sur le bouton, mais se perdent dans l'hypoderme du labre.

Abaisseurs du labre (I). — Ils naissent mi-partie sur le

(1) Dans tous nos dessins, pour représenter la musculature nous avons parfois réduit l'épaisseur relative des muscles afin d'établir des schémas lisibles.

sommet du clypéus et mi-partie sur la base de l'aire qui entoure l'ocelle impair *(OC. M.)* et que nous avons assimilée au préfront de Berlèse. Ils s'insèrent sur les épaississements cuticulaires du *clypeopharyngeale Gerüst* de Verhoeff encore appelés *tormæ* par les auteurs modernes.

Musculature clypéo-stomodéale. — Il y a deux muscles *(V)* plus courts que nous les avons figurés sur notre schéma et qui naissent de la partie antéro-latérale du clypéus pour aboutir à la paroi de l'œsophage.

Deux autres, que nous n'avons pas figurés, s'insèrent à côté des précédents et vont à la partie supérieure du labre.

En arrière, des faisceaux étroits, issus du clypéus *(VI)*, suspendent l'œsophage dans la cavité céphalique.

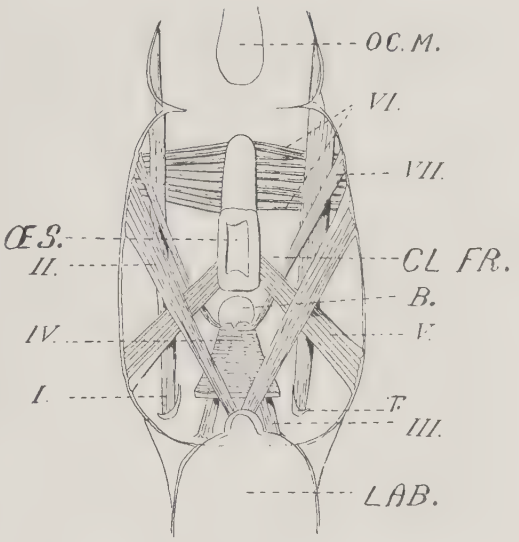


Fig. 7. — Schéma de la musculature du labre et du clypéus.

OC. M., ocelle médian. — *CL. FR.*, clypéo-front. — *B.*, bouche. — *T.*, torma. — *LAB.*, labre. — *ŒS.*, œsophage.

La musculature épipharyngienne est constituée par les muscles suivants :

Rétracteurs de l'épipharynx (VII). — Ils naissent sur la portion supérieure du clypéus et convergent vers l'épipharynx; chaque lobe épipharyngien reçoit un muscle.

Protracteurs de l'épipharynx (III). — Ils prennent naissance au-dessous de l'extrémité des élévateurs du labre et s'insèrent, comme les précédents, sur les lobes épipharyngiens.

Muscle triangulaire (IV). — Il est situé au-dessus des protracteurs. La base du triangle occupe le plan entre les *tormæ*,

le sommet unit les deux lobes épipharyngiens. La direction transversale des fibres indique que ce muscle est capable d'amener les deux lobes en contact et ferme ainsi la fente buccale en agissant de concert avec les rétracteurs.

Verhoeff signale trois paires de muscles épipharyngiens prenant naissance dans la partie supérieure du clypéus. Nous n'en trouvons qu'une paire chez *D. littoralis*. Le muscle que nous avons appelé triangulaire a été vu par Verhoeff (son muscle transverse) ; il est constitué, chez les espèces étudiées par l'auteur, par une bande plus étroite que chez *Dilta*.

Il est curieux de constater, chez *Dilta*, la présence, sur ce que nous avons nommé jusqu'à présent le clypéus, des insertions des élévateurs et d'une partie des fibres des abaisseurs du labre. En effet, chez les Ptérygotes, le front et le clypéus répondent à une définition précise. Le front, sur lequel se trouve l'ocelle médian, fournit les surfaces d'attache aux muscles qui actionnent le labre; ces muscles traversent le clypéus qui est un sclérite sans muscle propre, à tel point que quelques auteurs, Snodgrass en particulier, le considèrent comme une formation secondaire. Chez *Dilta*, nous assistons à la migration en avant de l'insertion des muscles labraux, celle-ci ne dépasse pas la suture épistomale chez les espèces étudiées par Verhoeff où leur insertion est exclusivement clypéale.

Nous devrons donc nommer clypéo-front, chez les *Machilidae*, le sclérite situé entre la suture épistomale et le labre.

IV. — LA MANDIBULE ET SA MUSCULATURE

Sans entrer dans le détail de la morphologie de la mandibule de *Dilta*, qui répond au type général connu chez les *Machilidae*, morphologie dont nous aurons à discuter la valeur, indiquons que cet appendice est unicondylaire. Il est formé (fig. 10) par un corps largement ouvert vers l'intérieur pour livrer passage à des muscles puissants. Il porte une partie molaire *(Mol.)* soutenue par un court pédicelle à section triangulaire et une tige terminée par quatre dents inégales qui constituent la partie sécante de l'organe *(In.)*.

La musculature de la mandibule est constituée par les muscles suivants (fig. 8 et 9) :

Adducteurs mandibulaires (fig. 8). — Trois paires de muscles sont adducteurs des mandibules.

Les coupes les plus faciles à lire sont celles qui passent par des plans parallèles aux grands axes des mandibules. Peu après les pieds du tentorium antérieur, nous tombons sur une

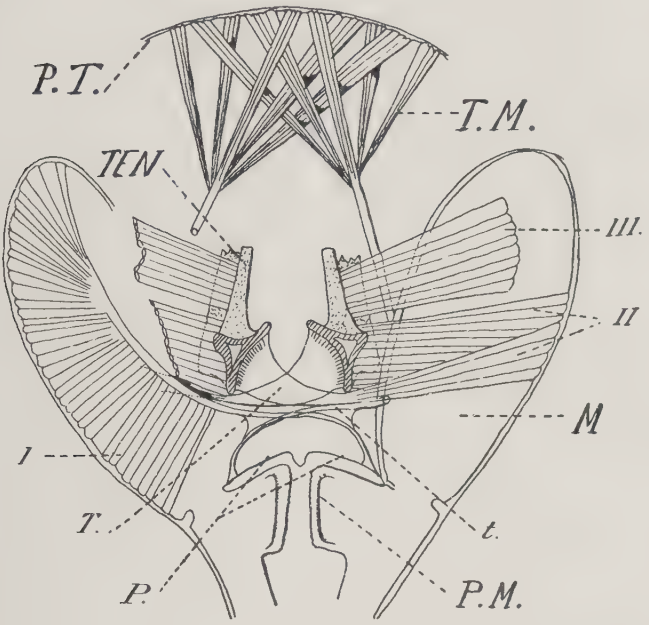


Fig. 8. — Schéma de la musculature mandibulaire.

T. M., muscle tergo-mandibulaire. — *M.*, mandibule. — *P. M.*, partie molaire de la mandibule. — *P. T.*, paroi tergale de la tête. — *TEN.*, tentorium antérieur. — *T.*, tendons du muscle *II*. — *t.*, tendon du muscle *I*. — *P.*, plaque sternale donnant attache aux tendons *t*.

région intéressante située entre les deux plaques tentoriales; elle affecte la forme d'un X et résulte du croisement de tendons; nous la nommerons X tendineux. Les coupes épaisses (12 à 14 μ), et surtout celles qui sont colorées au picro-ponceau, donnent d'excellentes figures.

A la base de l'X se croisent deux tendons grêles *(t.)* dont les fibres s'écartent les unes des autres en passant dans la

masse commune. Un peu plus haut et en arrière, se croisent encore deux larges bandes fibreuses; les fibres prolongeant le muscle de gauche s'épanouissent sur la face interne concave de la lame tentoriale droite et réciproquement. Après l'X tendineux — ainsi constitué par l'entrecroisement de deux paires de tendons — les lames tentoriales sont unies entre elles par des tractus fibreux.

Ceci étant connu, venons-en aux adducteurs mandibulaires.

a) *Adducteur I.* — C'est une masse importante qui remplit toute la portion supérieure (antérieure) du corps mandibulaire. Le tendon de ce muscle est le tendon *t.* qui, après avoir pris part à la constitution de l'X, s'attache sur la portion sternale *(P.)* du segment mandibulaire, presque au sommet de l'angle formé par le corps et la partie molaire de la mandibule, par l'intermédiaire d'un amas de cellules hypodermiques à cuticule mince.

L'adducteur *I* est donc un muscle chiasmatique.

D'après la disposition de ses fibres, nous pouvons penser qu'il assure la protraction en même temps que l'adduction de la mandibule.

Le trajet du tendon *t.*, la structure de l'hypoderme à cuticule mince sur lequel il prend attache, nous indiquent, sans aucun doute, que le point d'appui physiologique de l'adducteur *I* n'est pas l'extrémité du tendon, mais la portion incorporée à l'X tendineux. Entre ce dernier et la plaque sternale *(P.)*, le tendon n'est plus fonctionnel; il y a là une sorte de capture par le tentorium, au détriment du sternite, de l'insertion du muscle sterno-mandibulaire. Rien d'étonnant à cela, puisque nous savons que le tentorium représente les sternites ayant émigré dans la cavité céphalique.

b) *Adducteur II.* — Il s'insère dans la partie médiane du corps mandibulaire; il comprend deux portions :

α) Une antérieure que termine un faisceau de fibres tendineuses *(T.)* qui passent sous le tentorium correspondant, remontent et s'attachent, après s'être épanouies, sur la face concave de la lame tentoriale opposée;

β) Une partie postérieure qui va directement au tentorium situé du même côté.

Ainsi donc l'adducteur *II* est un muscle que nous pouvons qualifier d'hémichiasmatique.

c) *Adducteur III.* — Il naît sur la face externe du tentorium et étale ses fibres dans la partie postérieure du corps mandibulaire.

Verhoeff, chez ses *Machilis,* note l'existence de deux muscles adducteurs, M 1 et M 2. Pour lui, les deux bandes tentoriales sont soudées et déterminent, en avant, un épaississement chitineux en forme d'Y. Il décrit un ruban transverse unissant les deux mandibules et dont les extrémités correspondent à celles de nos tendons *t.* Ce ruban, dit-il, ne permettrait que dans une certaine limite le mouvement latéral des mandibules. M 1 s'insère sur l'Y du tentorium, M 2 sur la plaque tentoriale. La méthode de travail employée pa Verhoeff (dissection et observation directe) ne lui a pas permis d'analyser, comme nous l'avons fait sur les coupes, les divers éléments qui concourent à l'édification de cette partie complexe de l'anatomie de la tête des *Machilidae,* car la dissection entraîne la rupture des tendons *t.* quand on sépare les deux mandibules. De la sorte, Verhoeff n'a pas été en mesure de découvrir les chiasmas que nous avons décrits et qu'Holmgren (1920) n'a vus qu'en partie.

Etablissons la comparaison avec les données de Verhoeff :

Ses muscles M 2 sont nos adducteurs *III.*

Son ruban transverse intermandibulaire, auquel il accorde une autonomie que nous ne pouvons admettre, est simplement formé par les deux tendons *t.* de l'adducteur *I.* Ces tendons résistants, solidement unis dans la région de l'X tendineux, se détachent des muscles au cours des dissections, et les adducteurs paraissent alors prendre attache directement sur le tentorium, sur les branches de l'Y tentorial de Verhoeff.

Les muscles M 1 de Verhoeff correspondent à nos adducteurs *I* et *II.*

Snodgrass (1928), chez *Nesomachilis maoricus,* a décrit un ligament intertentorial unissant les deux adducteurs mandibulaires (notre X tendineux *p. p.*), il n'a pas étudié sa structure. Nos adducteurs *I* seraient absents chez le genre *Nesomachilis.*

Muscles tergaux mandibulaires :

a) Partant du bord inférieur de l'articulation de la mandibule (fig. 8, *T. M.*). — Il y a un muscle qui s'attache, sur un long apodème chitineux, sous l'adducteur *II,* environ au tiers

antérieur du corps mandibulaire. Il passe au milieu des lobes de la glande céphalique supérieure au-dessus de laquelle il s'épanouit en faisceaux qui divergent, dès leur naissance, au-dessus de l'œsophage. Nous n'en avons figuré que quelques-uns.

Les faisceaux internes sont chiasmatiques, les externes point. Le muscle tergal, qui a été vu par VERHOEFF, est hémichiasmatique, cette particularité n'a pas été signalée par l'auteur allemand.

La naissance tergale des derniers faisceaux ne dépasse pas la crête occipitale, qui marque la limite postérieure du tergum mandibulaire.

Ce muscle tergal est sans doute rotateur et rétracteur.

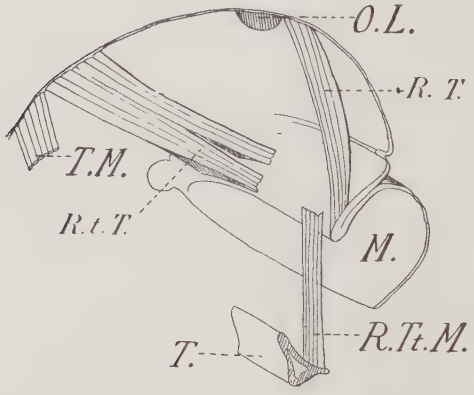


FIG. 9. — Quelques muscles mandibulaires.

R. T., rotateur tergal. — *R. t. T.*, rétracteur tergal. — *R. Tt. M.*, rotateur-protracteur tentorio-mandibulaire. — *O. L.*, ocelle latéral. — *T.*, tentorium antérieur.

b) Partant du bord supérieur de l'articulation de la mandibule (fig. 9). — Il y a deux muscles :

α) Le muscle rotateur tergal *(R. T.)* qui naît juste en arrière de l'ocelle pair;

β) Le muscle rétracteur tergal *(Rt. T.)*. Une partie du rétracteur tergal part de la crête occipitale elle-même, l'autre de l'apodème de cette crête. Il s'attache à la partie proximale du corps mandibulaire par deux bandes qui s'unissent, passent derrière le lobe optique du cerveau, cheminent sous les yeux, s'insèrent derrière eux, tout près des faisceaux latéraux du tergal *T. M.*

Nous donnons à ce muscle un rôle dans la rétraction de la mandibule. Les coupes parallèles au plan sagittal nous montrent qu'il s'agit d'un muscle tergal longitudinal se mettant en rapport avec la mandibule par l'intermédiaire du feuillet tergal appliqué contre le corps mandibulaire.

Aucun des deux muscles précédents n'a été vu par VERHOEFF.

Muscle rotateur-protracteur tentorio-mandibulaire (R. Tt. M.). — Il naît sur la lame tentoriale pour s'insérer sur le bord d'articulation supérieur de la mandibule, derrière le rotateur tergal dont il est l'antagoniste. Il passe au-dessus de l'adducteur hémichiasmatique.

Aucun muscle intrinsèque ne relie le corps mandibulaire aux parties molaire et sécante de l'appendice, comme il arrive chez les Myriapodes.

V. — L'X TENDINEUX ET LE TENTORIUM TENDINEUX D'HOLMGREN

Holmgren (1920), chez *Machilis* (sans nom d'espèce), distingue un tentorium vrai, constitué par des invaginations cuticulaires, et un tentorium tendineux ou faux tentorium *(sehnen Tentorium, unechtes Tentorium)*.

Le tentorium tendineux d'Holmgren correspond en partie seulement à notre X tendineux. En effet, Holmgren ne parle que des tendons des adducteurs que nous avons notés *II* et pas des tendons *t.* dont sa figure 3 ne montre nulle trace. L'auteur a reconnu avant nous la disposition chiasmatique des fibres, c'est au chiasma qu'il donne le nom de tentorium tendineux. Pour lui, ce serait une formation analogue à celle qu'il a décrite chez le Crustacé *Asellus*.

Si chez *Asellus* un tentorium tendineux existe — ce que nous ne pouvons discuter — il ne nous paraît pas nécessaire d'introduire pareille notion dans l'anatomie des *Machilidae*. L'entrecroisement des muscles est un phénomène connu dans la tête des Insectes et même dans le thorax; celui des tendons n'est qu'un cas particulier.

D'ailleurs, les homologies lui paraissent obscures entre le tentorium tendineux de *Machilis* et celui d'*Asellus* où les fibres ne s'entrecroisent pas. Il ajoute que *Lepisma* n'a pas de tentorium tendineux.

Pour les Insectes, nous devons, nous semble-t-il, réserver le nom de tentorium aux formations cuticulaires ayant émigré dans la cavité céphalique.

VI. — VALEUR MORPHOLOGIQUE DE LA MANDIBULE DES *MACHILIDAE*

Pour Hansen, Heymons, Börner, Crampton, etc., la mandibule des Insectes représente simplement une coxa, pour Holmgren (1920), une subcoxa. Berlèse admet qu'elle dérive d'un type diplopodien par un processus qu'il décrit dans son traité de 1909.

La mandibule des Diplopodes, munie d'un seul condyle, comprend trois parties (Silvestri) : un cardo, un stipes et une pièce terminale prémandibulaire portant une surface molaire et des dents. D'après Berlèse (sa fig. 112), la mandibule de *Machilis* ne montre plus que deux parties : la basale est constituée par l'union du cardo et du stipes, la distale, avec ses portions molaire et incisive, correspondrait à la prémandibule des Diplopodes. Entre les deux articles mandibulaires, Berlèse croit voir une articulation. Pour lui, *Machilis* est un diplognathe.

Chez les autres Insectes, les Monognathes, la mandibule est constituée par une pièce unique qui, pour Berlèse, serait l'homologue de la prémandibule des Diplopodes et de *Machilis*. La suture de la mandibule de *Machilis* deviendrait la ligne d'articulation entre cet appendice et le crâne; la pièce basale (cardo + stipes), réduite, s'incorporerait à la paroi du crâne et serait un sclérite distinct, facilement identifiable chez les Dermaptères, quelques Orthoptères et les Odonates (marqué *Bm* dans le dessin de Berlèse de la capsule céphalique de *Gryllotalpa*, fig. 113).

Les *Machilidae* sont-ils bien des diplognathes ? Y a-t-il une véritable articulation entre les deux pièces mandibulaires ? Assûrément non. Entre les deux pièces en question (fig. 10), nous trouvons simplement une couronne cuticulaire de laquelle partent trois tiges solides : deux postérieures *(p 1, p 2)* et une antérieure *(a)*, qui soutiennent la surface molaire. Il y a là un appareil constituant une charpente qui répond à une nécessité mécanique.

Ne nous contentons pas de l'étude des sclérites, et voyons si la musculature ne nous apprend rien d'autre. La mandibule des Diplopodes, dont la morphologie est connue depuis les travaux de Silvestri (1903), a été plus récemment étudiée

par Snodgrass (1928). La pièce proximale ou cardo est unie au crâne par un seul condyle, la pièce distale ou stipes est séparée de la première par une charnière, la pièce terminale ou lacinia a une structure de mâchoire avec un lobe incisif et un lobe molaire. La mandibule des Diplopodes ressemble donc à une maxille d'Insecte qui aurait perdu le palpe.

La musculature mandibulaire du Diplopode *Thyropygus (Spirostreptus)* est ainsi constituée, d'après Snodgrass :

a) Un muscle tergal qui s'insère sur le bord dorsal (antérieur) du stipes;

b) Des adducteurs dont les fibres emplissent les deux cavités du cardo et du stipes; ils convergent vers un ligament transverse commun aux deux mandibules. Pour Snodgrass, l'extrémité de ces deux muscles est détachée des « apodèmes hypopharyngiens ». Il commet, probablement, à propos des Diplopodes, la même erreur que nous avons relevée plus haut pour la musculature mandibulaire des *Machilidae*. Sans doute, les « apodèmes hypopharyngiens » représentent les deux lames du tentorium antérieur des Insectes. Les adducteurs ont une insertion tentoriale;

c) Un muscle tergal dont l'apodème est issu de la base de la pièce terminale;

d) Un muscle intrinsèque venant du stipes et allant directement à la base de la pièce terminale.

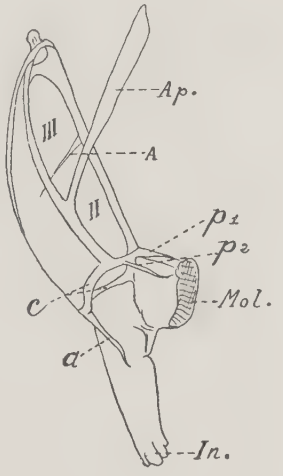


Fig. 10. — Mandibule d'une femelle.

Ap., apodème du muscle tergo-mandibulaire. — *II* et *III*, surfaces d'insertion des muscles mandibulaires portant les mêmes notations sur la figure 8. — *Mol.*, partie molaire. — *In.*, partie incisive.

Comparons cette musculature avec celle de *Dilta*, où nous trouvons le tergal inséré sur la partie supérieure du corps mandibulaire, le tergal inséré sur la partie inférieure par l'intermédiaire du tendon et qui est l'homologue du tergal de la lacinia des Diplopodes, enfin l'important paquet musculaire de l'adducteur *III* naissant sur le tentorium et de l'adducteur *II*, hémichiasmatique, dont certains tendons contribuent à la formation de l'X tendineux qui a son correspondant dans le ligament transverse des Diplopodes. Le muscle intrinsèque

est absent chez *Dilta*. Entre les surfaces d'insertion des adducteurs *II* et *III*, dans le corps mandibulaire, il y a une crête *(A.)* qui trace la limite entre le cardo et le stipes, comme Berlèse l'avait déjà vu.

Ainsi donc, l'étude de la musculature montre bien — comme Berlèse l'avait déterminé sur les sclérites — que la mandibule des *Machilidae* comprend les trois parties de celle des Diplopodes, mais, contrairement à ce qu'il dit, la piéce prémandibulaire est soudée au reste et les *Machilidae* sont des Monognathes (il n'y aurait pas de Diplognathes parmi les Insectes).

Il nous semble plus naturel de penser, comme Prell (1913) le fait à propos des Protoures, que toute mandibule d'Insecte comporte les trois parties fondamentales : subcoxa, coxa et lacinia fusionnées. C'est d'ailleurs ce que Snodgrass admet implicitement quand il trace, dans son traité de 1935, l'évolution de la mandibule des Insectes. Il considère cet appendice chez les Ptérygotes non point comme l'équivalent simple de la pièce prémandibulaire des Diplopodes et des *Machilidae*, mais comme le résultat de la coalescence de tout ce qui forme celle des Aptérygotes.

VII. — LA MUSCULATURE DE LA MAXILLE

La morphologie de la maxille chez les *Machilidae* est la même que chez les Orthoptères. Cet appendice comprend (fig. 11) un cardo *(C.)*, articulé, comme nous l'avons vu, avec l'extrémité du *transversarium*, un stipes *(S.)* qui porte un palpe à sept articles, une lacinia *(L.)* et une galéa *(G.)* dont nous avons antérieurement (1939) décrit les caractéristiques chez *D. littoralis*.

Nous ne nous occuperons pas de la musculature du palpe.

La musculature de la maxille est constituée par les muscles suivants (fig. 11) :

Muscles de la galéa (I, I'). — Ces deux muscles parallèles prennent naissance sur la face externe du stipes et s'insèrent à la base de la galéa. Ils n'ont pas d'antagonistes.

Muscles intrinsèques. — Ils sont au nombre de deux et vont du cardo au stipes.

L'un *(II)*, naît de la face inférieure du stipes et s'insère à la face antérieure du cardo;

L'autre *(III)*, s'insère sur la face interne du stipes, se dirige vers l'extérieur, passe au-dessus d'un paquet musculaire que

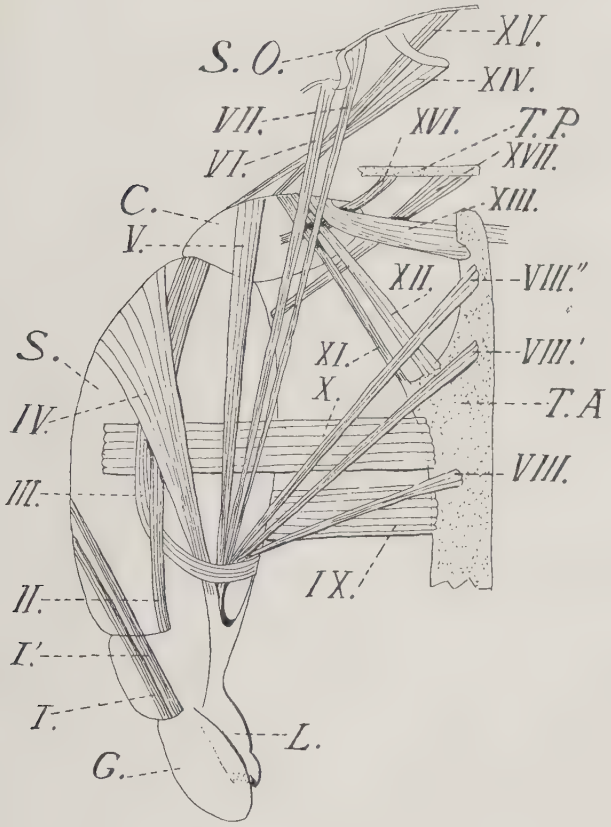


Fig. 11. — Schéma de la musculature maxillaire.

T. P., tentorium postérieur. — *T. A.*, tentorium antérieur. — *S. O.*, suture occipitale. — *C.*, cardo. — *S.*, stipes. — *G.*, galéa. — *L.*, lacinia.

nous décrirons dans quelques instants et s'accole au premier muscle intrinsèque.

Les deux muscles, unis, cheminent dans la gorge inférieure du stipes, et vont sur la crête qui sépare le cardo du stipes. Ces muscles paraissent rendre plus solide l'union du cardo et du stipes.

Muscles qui s'insèrent sur le tendon de la lacinia :

a) *Muscle allant au stipes (IV).* — Il est beaucoup plus gros que nous ne l'avons figuré sur notre schéma, il remplit presque toute la cavité du stipes.

b) *Muscle allant au cardo (V).*

c) *Muscles tergaux (VI, VII).* — Ces muscles, très longs, sont au nombre de deux. Ils se dirigent vers le haut, passent au-devant et au-dessus des tentoriaux de la mandibule, vont au sommet de la capsule céphalique. L'un *(VI)*, externe, s'attache sur la partie inférieure de la crête de la suture occipitale ; l'autre *(VII)* sur cette crête, en dehors du tergal mandibulaire.

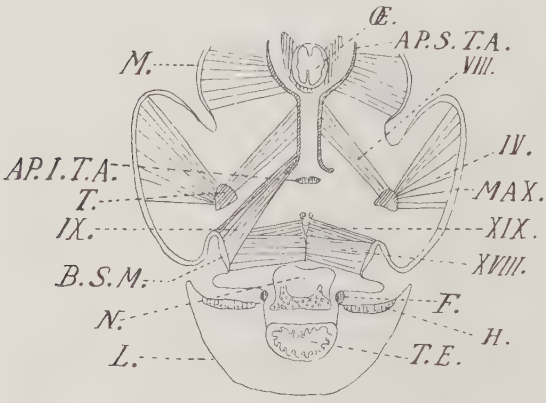


Fig. 12. — Schéma dessiné d'après une coupe passant par le tendon *(T.)* des muscles de la lacinia.

Œ., œsophage couché sur les muscles chiasmatiques antennaires. — *AP. S. T. A.*, apodème supérieur du tentorium antérieur. — *MAX.*, maxille. — *F.*, fulcre hypopharyngien. — *H.*, portion hypodermique à très hautes cellules. — *T.E.*, tube excréteur des reins céphaliques. — *M.*, mandibule. — *AP. I. T. A.*, apodème inférieur du tentorium antérieur. — *B. S. M.*, bande sous-maxillaire. — *N.*, chaîne nerveuse. — *L.*, labre. Les muscles sont notés comme dans les figures précédente et suivante.

Ces muscles, dont le trajet est antérieur aux tentoriaux mandibulaires, indiquent bien qu'il se produit, soit pendant le développement embryonnaire, soit au cours de la vie larvaire, comme le voulait Verhoeff, une ascension des parties tergales et latérales de la capsule céphalique.

d) *Muscles tentoriaux (VIII, VIII', VIII'').* — On peut distinguer trois faisceaux. Un premier faisceau prend naissance un peu avant l'apophyse inférieure du tentorium. Le deuxième naît à peu près au même niveau que les derniers tentoriaux mandibulaires. A partir de ce point, le tentorium est réduit à sa grande apophyse dorsale (*AP. S. TA.*, fig. 12) qui, avec

sa symétrique, forme un berceau sur lequel est couché l'œsophage entouré des muscles antennaires *V* (voir fig. 15). Le troisième faisceau prend naissance en arrière du second *(VIII'')*.

Avant d'aller plus loin, et pour comprendre la disposition des muscles que nous allons décrire, nous devons considérer des coupes dont nous avons dessiné la partie intéressante dans la figure 12. On voit que les bords supérieurs des stipes, et il en est de même pour le cardo, ne touchent pas le labium dont la limite supérieure est marquée par les fulcres hypopharyngiens *(F.)*. Entre la maxille et le labium est enchassée une bande épaisse, que nous nommons bande sous-maxillaire *(B. S. M.)* et dont la hauteur s'atténue à mesure que nous allons vers le *transversarium* (voir aussi fig. 1) ; la bande est unie au fulcre par une fine membrane.

Muscle allant du stipes au tentorium antérieur (*IX*, fig. 11 et 13). — Les fibres supérieures remontent sur la crête de la bande sous-maxillaire, les autres en occupent toute la face interne. C'est sans doute un rotateur.

Muscle tentorial allant dans la cavité du stipes (*X*, fig. 11). — Il naît en avant de la base de l'apophyse tentoriale inférieure, passe au-dessous des muscles intrinsèques et s'insère au fond de la cavité du stipes. C'est un adducteur.

Muscles allant du cardo au tentorium antérieur (fig. 11) :

a) *Muscle partant de l'apophyse inférieure du tentorium (XI)*. — C'est un muscle étroit qui s'insère sur un épaississement cuticulaire du bord supérieur du cardo.

b) *Muscles partant de l'apophyse supérieure du tentorium.* — Il y en a deux :

α) Un *(XII)* naît sur la base de cette apophyse et s'insère sur un bourrelet situé juste au-dessus de celui sur lequel s'insère le muscle précédent;

β) L'autre *(XIII)* a son insertion voisine de *XII* et se dirige perpendiculairement au tentorium; les fibres supérieures s'attachent sur lui, les inférieures passent au-dessous et se terminent sur la crête médiane du tentorium postérieur.

Muscles tergaux du cardo (fig. 11). — Ils sont au nombre de deux. Leurs attaches, sur le bord d'articulation supérieur du cardo, sont voisines. Ces muscles passent en arrière des ter-

gaux du tendon de la lacinia, se dirigent vers le plan sagittal de la tête.

L'externe *(XIV)* naît sur l'apodème de la crête occipitale, l'interne *(XV)* passe derrière cet apodème et va sur la crête occipitale.

Muscles unissant la maxille au transversarium (fig. 11). — Il y en a deux. L'un *(XVI)*, naît près de l'extrémité du *transversarium* que nous avons légèrement reculé, et se rend à la partie proximale du cardo. L'autre *(XVII)*, venu du *transversarium*, a sa base d'insertion sur le bord inférieur d'articulation du stipes.

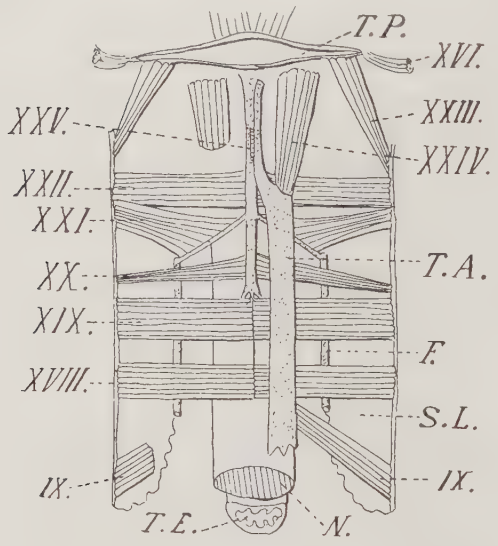


Fig. 13. — Schéma des muscles unissant la bande sous-maxillaire aux fulcres, à la crête médiane et au tentorium postérieur.

T. P., tentorium postérieur. — *T. A.*, tentorium antérieur. — *F.*, fulcre. — *S. L.*, sclérite latéral. — *N.*, chaîne nerveuse. — *T. E.*, tube excréteur des reins céphaliques.

Muscles unissant le tentorium postérieur à la bande sous-maxillaire (fig. 13). — Ces muscles sont appliqués contre les sclérites latéraux.

Les premiers *(XVIII* et *XIX)* naissent sur la bandelette qui prolonge la crête médiane, les muscles notés *XIX* touchent la partie antérieure de la crête. Les suivants *(XX)* naissent sur la crête elle-même. Ces trois séries de muscles passent au-dessus des fulcres. Les muscles *XXI* sont attachés aux bords de l'orifice antérieur du tentorium, sur une tige qui unit les extrémités des fulcres à la crête médiane. Ils doivent fonctionner comme rétracteurs de l'hypopharynx. La dernière série *(XXII)* naît sur la crête médiane.

Les muscles *XXIII* unissent la bande sous-maxillaire au *transversarium*.

Les muscles *XVIII, XIX, XX* et *XXI* sont sans doute des rotateurs de la maxille.

Muscles d'union des deux tentoriums (fig. 13). — Il y en a deux paires.

Les muscles *XXIV*, coniques, partent de l'apophyse inférieure du tentorium antérieur et ont une large assise sur la partie proximale de chaque sclérite latéral.

Les muscles *XXV*, très petits, forment deux bandes courtes qui vont de l'apophyse déjà nommée à la crête médiane du tentorium postérieur.

VIII. — LE LABIUM ET SA MUSCULATURE

La morphologie du labium de *Dilta* se rapproche de celle du labium des Orthoptères. L'appendice comprend deux parties (fig. 1) : une distale qui est le *prementum (PREM.)*, portant le palpe et les lobes (glosses et paraglosses), et une proximale qui est le *postmentum (POSTM.)* (voir pour la terminologie adoptée le travail relativement récent de W.-H. Anderson, 1936).

Il y a deux paires de lobes de chaque côté. Pour Snodgrass (1925), seul le lobe interne représente la glosse, tandis que les trois autres sont les paraglosses. L'étude de la musculature nous prouve — comme Verhoeff (1905) l'avait déjà montré — que les deux lobes internes sont les deux moitiés d'une glosse d'Orthoptère et les deux lobes externes les deux moitiés d'une paraglosse.

La plaque postmentale n'est pas divisée en *mentum* et *submentum*. A la base du *postmentum* nous trouvons un sclérite triangulaire que Snodgrass considère comme un reste du sternite labial (fig. 1). Nous serons moins affirmatif que lui, quoique Denis (1928) admette son existence chez les Collemboles. En tout cas, il ne s'agit nullement d'une gula telle que l'a définie Crampton (1921, 1928), c'est-à-dire une dépendance postérieure du *postmentum*, plus ou moins isolée par le rapprochement des pieds du tentorium postérieur vers la ligne médiane.

Au milieu de la paroi inférieure de l'extrémité du labium (fig. 14) se trouve une crête très prononcée qui, dans la partie antérieure, relie les deux parois de l'appendice; dans sa partie postérieure la crête constitue une gorge, large et profonde, qui

supporte le canal excréteur des reins céphaliques, canal qui s'ouvre sous la lingua. Le bord externe du labium forme avec la base du palpe un apodème latéral dirigé en dedans.

La moitié droite de notre schéma (fig. 14) représente les muscles du plan inférieur, la moitié gauche ceux du plan supérieur.

A l'extrémité du sillon situé entre les deux glosses, nous trouvons un bouton sur lequel s'attachent deux muscles *(I)* qui prennent naissance sur la partie latérale du labium.

Au fond du sillon séparant les deux paraglosses s'insère un muscle *(III)* qui passe au-dessous de l'abaisseur du labium et de l'apodème latéral. Il va sur la face externe de cet apodème.

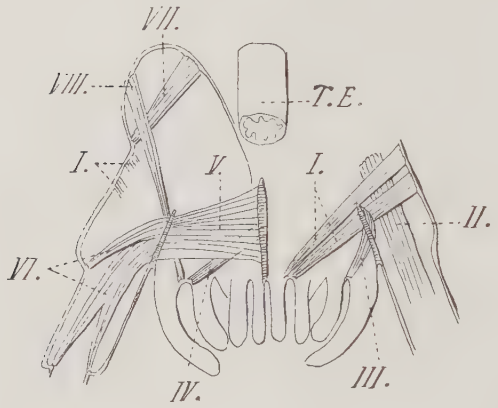


Fig. 14. — Schéma de la musculature du labre.

Les muscles du plan supérieur comprennent : un muscle *(IV)* qui relie l'apodème médian au sillon qui sépare les deux moitiés de la paraglosse; un muscle large *(V)* qui unit les deux apodèmes et qui fonctionne probablement comme adducteur du palpe; un muscle *(VI)* naissant sur l'apodème latéral, une partie de ses fibres s'insère sur la face supéro-externe de la base du deuxième segment du palpe et l'autre partie des fibres à la base du troisième segment. Il fonctionne comme élévateur du palpe.

L'abducteur du palpe est le muscle *VII* qui naît en arrière et en haut, dans la zone qui sépare le labium de la maxille. Il s'insère du côté externe, à la base du premier segment du palpe.

Un muscle *(VIII)* unit les deux moitiés de la paraglosse à la paroi externe du labium.

Verhoeff (1905) ne signale pas les muscles *III* et *IV;* il fait naître *VII* sur l'apodème médian.

Pas plus que Verhoeff, nous n'avons trouvé de muscles tentoriaux.

IX. — LA MUSCULATURE DE L'ANTENNE

Les coupes les plus commodes à examiner sont les coupes perpendiculaires au plan sagittal de la tête en même temps que parallèles au grand axe des lames du tentorium antérieur.

Tous les muscles de l'antenne naissent sur la face interne de la lame tentoriale.

Sur notre schéma (fig. 15), nous reconnaissons les deux apophyses antérieures du tentorium *(T. A.)*; l'inférieure, plus développée que la supérieure, se rapproche de la ligne médiane, nous savons qu'elle est unie à sa partenaire par le tendon du muscle adducteur mandibulaire hémichiasmatique, que nous n'avons pas dessiné.

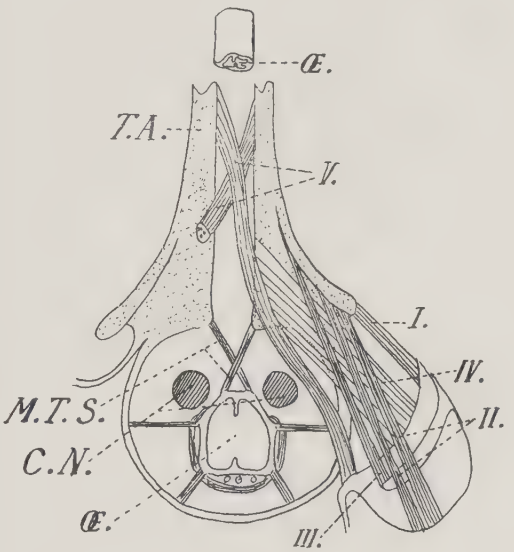


Fig. 15. — Schéma de la musculature de l'antenne.

Œ., œsophage. — *C. N.*, trace du collier périœsophagien. — *M. T. S.*, muscles tentorio-stomodéaux. — *T. A.*, tentorium antérieur.

Tous les muscles, sauf *III*, s'insèrent sur le pourtour de la base antennaire, le muscle *III* s'attache sur un apodème d'articulation que nous avons grossièrement figuré.

Le muscle externe *(I)* naît sur l'extrémité de l'apophyse supérieure du tentorium. C'est un abducteur.

Deux muscles *(II)* constituant une unité physiologique naissent plus en arrière et s'insèrent côte à côte sur le bord supérieur. Ils sont élévateurs.

Le muscle de l'apodème *(III)* doit jouer le rôle de rotateur. Il part de la base de l'apophyse du tentorium.

L'abaisseur *(IV)* est un muscle large, plat, dont les fibres cheminent sur la face interne du tentorium et vont s'attacher sur la limite inférieure de la base antennaire.

Les adducteurs *(V)* sont chiasmatiques. Ils dessinent chacun un S allongé. Insérés sur le coin interne de la base antennaire, ils passent sous l'œsophage et vont s'attacher sur la lame tentoriale du côté opposé, dans la région où l'œsophage est soutenu par les apophyses tentoriales. Nous n'avons figuré que deux paquets de fibres; en réalité il y en a plusieurs, difficiles à compter. C'est, à notre connaissance, la première observation de muscles antennaires chiasmatiques.

Aucun muscle antennaire ne part de la paroi de la capsule céphalique, Verhoeff (1905) avait déjà noté ce fait chez les *Machilis* qu'il a étudiés.

Si nous comparons nos résultats avec ceux de Verhoeff, nous obtenons :

atm 2 de Verhoeff = *IV*
atm 3 de Verhoeff = *III* (?)
atm 1 de Verhoeff = *I*
atm de Verhoeff = *II*.

L'auteur n'a pas signalé les muscles chiasmatiques *V*.

X. — LE MUSCLE TENTORIO-OCULAIRE ET LE MUSCLE SUSPENSEUR DU TENTORIUM ANTÉRIEUR

Verhoeff (1905) parle de deux muscles à insertion tentoriale qui paraissent être les mêmes que ceux que nous allons décrire. L'un a son tendon filiforme (*fd.* de la figure 69 de Verhoeff) qui correspond à l'apophyse postéro-supérieure du tentorium antérieur de *Dilta*. Ce muscle, dit l'auteur, naît dans le voisinage des yeux; l'autre (*m 1*, fig. 69) part de la partie postéro-inférieure du tentorium; Verhoeff n'a pu découvrir son attache, mais il suppose qu'elle est située derrière les yeux, sur le bord du provertex.

Les deux muscles qui nous intéressent, chez *D. littoralis* (fig. 20), prennent naissance l'un à côté de l'autre à l'extrémité de l'apophyse supérieure du tentorium *(AP. T.)*.

Le muscle suspenseur du tentorium *(M. S. T.)* se dirige vers l'arrière et en dehors, ses fibres s'épanouissent derrière le

ganglion optique et vont dans une zone située entre le bord postérieur des yeux et la suture postoccipitale.

Le muscle tentorio-oculaire *(M. T. O.)* se dirige en avant et légèrement en dedans. Ses fibres sont reçues par la basale qui supporte les éléments sensoriels les plus antérieurs de l'œil et par l'hypoderme situé immédiatement en avant de cet organe.

Nous reparlerons plus en détail de ces muscles dans un des paragraphes du sous-chapitre consacré aux discussions.

XI. — LE SYSTÈME NERVEUX CÉPHALIQUE

Notre but n'est pas d'entrer dans tous les détails de l'anatomie du système nerveux céphalique, mais d'insister sur des points particuliers qui nous permettront de comparer la topographie de ce système chez *D. littoralis* et chez les Collemboles où il a été étudié si minutieusement par Denis (1928) ; nous apporterons ainsi quelque contribution à la connaissance du système nerveux céphalique des Ptérygotes.

Le proto- et le deutocérébron occupent presque toute la masse sus-œsophagienne (fig. 16). Le protocérébron s'étend assez loin en arrière, les deux lobes protocérébraux sont unis, en avant, dans une région qui donne naissance au nerf de l'ocelle médian. Sur le protocérébron nous distinguons le bulbe oculaire avec le nerf oculaire, très court, et le bulbe de l'ocelle latéral. Le nerf ocellaire, long *(N. O. L.)*, part de la face interne du protocérébron et non en position latérale comme nous pourrions le penser, si nous ne pouvions le suivre, étroitement appliqué contre la face supérieure de la masse nerveuse. Le nerf de l'ocelle impair se sépare du cerveau à la hauteur du dit ocelle.

Des lobes deutocérébraux partent les gros nerfs antennaires *(N. A.)*.

Le tritocérébron est constitué par les cornes qui amorcent le collier périœsophagien de chaque côté de l'œsophage.

Au-dessous de l'œsophage, comme chez les Ptérygotes, nous trouvons la « commissure transverse » ou « commissure tritocéphalique » des auteurs, unissant les deux branches du collier. La commissure est simple. Grassi (1889) dit qu'elle lui semble double chez le *Machilis* qu'il a étudié. Elle a été vue par Becker (1898) et par Bar (1912).

Le cerveau est plus étiré vers l'arrière que chez les Collemboles.

Passons maintenant en revue les nerfs céphaliques. Nous ne reparlerons pas des nerfs oculaires, ocellaires et antennaires. Ceux que nous allons décrire sont également pairs (fig. 16 et 17).

a) *Nerf partant de la base de la corne tritocéphalique.* — C'est le nerf moteur antennaire *(N. T. R.)* avec sa branche tégumentaire *(N. T. p.)*.

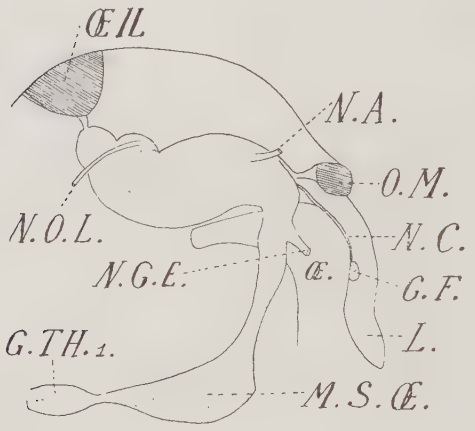


Fig. 16. — Projection sur un plan des masses nerveuses céphaliques.

N. A., nerf antennaire. — *O. M.*, ocelle médian. — *N. C.*, *nervus connectivus*. — *G. F.*, ganglion frontal. — *L.*, labre. — *N. O. L.*, nerf de l'ocelle latéral. — *N. G. E.*, nerf du ganglion épipharyngien. — *M. S Œ.*, masse sous-œsophagienne. — *G. TH. 1.*, ganglion prothoracique.

b) *Nerfs partant du collier.* - 1° Nerf du ganglion épipharyngien *(N. G. E.)*.

2° Nerf du ganglion supratentorial (non figuré). Il naît un peu au-dessus de la commissure. Epais et court, il se rend dans un ganglion placé sur le pied du tentorium antérieur (G. supratentorial).

3° Nerf superlingual *(N. super.)*. Ce nerf, très difficile à voir, part du milieu de la branche du collier. Il se perd dans l'hypoderme de la superlingue.

Becker (1898), chez *Machilis maritima*, signale une paire de « nerfs sympathiques » se détachant de la portion dorsale de l'anneau périœsophagien. Ils se réunissent au-dessus de l'œsophage pour former un nerf impair qui va jusqu'à l'intestin moyen. Les auteurs, Oudemans en particulier (d'après Becker), ne les ont pas remarqués. Bar (1912) les a vus, mais n'a pas été en mesure d'établir exactement leur origine. Nous ne les avons pas trouvés chez *D. littoralis*. Mais leur

présence ne nous aurait pas étonné, car ils sont connus chez les Orthoptères (voir VIALLANES pour le Criquet).

c) *Nerfs partant de la masse sous-œsophagienne.* — 1° Nerf mandibulaire *(N. M.)*. Le trajet de ce nerf, parallèle à la

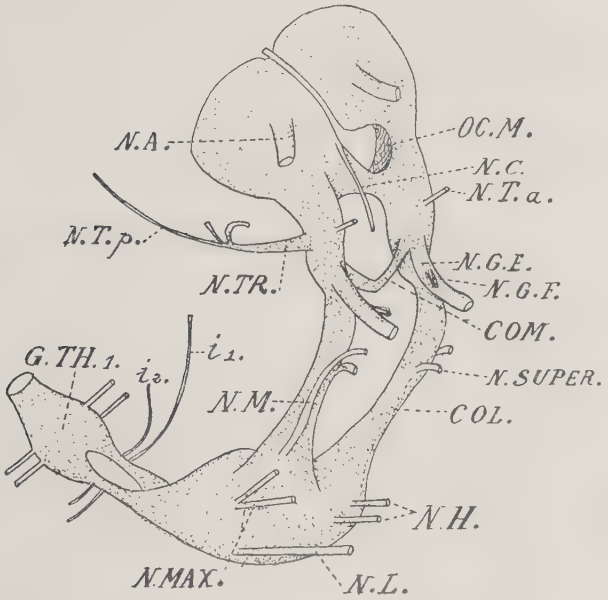


FIG. 17. — La partie antérieure du cerveau, le collier, la masse sous-œsophagienne et le ganglion prothoracique (schéma).

OC. M., ocelle médian. — *N. C.*, *nervus connectivus*. — *N. T. a.*, nerf tégumentaire. — *N. G. E.*, nerf épipharyngien. — *N. G. F.*, nerf du ganglion frontal. — *COM.*, commissure sous-œsophagienne. — *N. SUPER.*, nerf superlingual. — *COL.*, collier. — *N. H.*, nerfs hypopharyngiens. — *N. L.*, nerf labral. — *N. A.*, nerf antennaire. — *N. TR.*, nerf tritocéphalique et ses deux branches antennaires. — *N. T. p.*, nerf tégumentaire tritocéphalique. — *N. M.*, nerf mandibulaire. — *N. MAX.*, nerf maxillaire. — *i 1* et *i 2.*, nerfs intercalaires. — *G. TH. 1.*, ganglion prothoracique et les deux paires de nerfs se rendant dans la patte.

branche de l'anneau périœsophagien, est une preuve de plus du mouvement d'ascension des appendices.

2° Nerf de la lingua = nerf hypopharyngien *(N. H.)*. Il part de la masse sous-œsophagienne et se rend directement dans la lingua. Pour BECKER (1898), chez *Machilis maritima*,

il y aurait une commissure transversale unissant les deux nerfs hypopharyngiens; nous n'en avons trouvé nulle trace chez *Dilta*. Bar (1912) a aussi constaté l'existence de cette commissure; il ne précise pas sur quelle espèce. Pour lui, les nerfs hypopharyngiens sont propres aux Machilides.

3° Nerf maxillaire *(N. Max.)*. Il y a deux racines pour chaque maxille, comme chez le Collembole *Tomocerus* (Denis, 1928).

4° Nerf labral *(N. L.)*. Il naît à l'arrière de la masse sous-œsophagienne.

XII. — LE SYSTÈME DES GANGLIONS FRONTAL, ÉPIPHARYNGIENS ET LABRAL

La corne antérieure du cerveau donne naissance à un nerf (*N. G. E.*, fig. 17 et 18) dirigé vers le bas, sur le côté du tube digestif. Il se rend dans un ganglion étiré (*G. E.*, fig. 18), muni de nombreux noyaux, homologue du ganglion épipharyngien décrit par Hoffmann et Denis chez les Collemboles. Accordons dès maintenant au nerf *N. G. E.*, nerf du ganglion épipharyngien, une nature tritocéphalique.

Un rameau de ce nerf, né avant le ganglion épipharyngien, va rejoindre la musculature stomodéale, rampe sur elle et, de ce fait, est parfois difficile à distinguer; il aboutit au ganglion frontal *(G. F.)*.

De la partie antérieure du ganglion épipharyngien partent deux prolongements : l'un se recourbe vers l'hypoderme de la paroi, il contient quelques noyaux (fig. 19); nous pensons qu'il fournit des fibres sensorielles à la saillie épipharyngienne; nous le nommerons pied du ganglion épipharyngien (*P. G. E.*, fig. 19). L'autre se dirige vers la base des muscles abaisseurs du labre *(I)*, passe en dehors du torma et s'unit au pied latéral du ganglion labral. Ce deuxième nerf, appliqué contre la couche hypodermique, n'est bien visible que dans certaines préparations où la fixation l'en détache.

Le ganglion labral (*G. L.*, fig. 18), assez volumineux, est situé dans l'angle du labre, il innerve les poils sensoriels de cette région. Il possède trois pieds contenus dans le clypéus : un médian et deux latéraux.

Le ganglion frontal est volumineux, piriforme. Il se pro-

longe vers l'arrière par le nerf récurrent (*N. R.*, fig. 18) contenant quelques éléments ganglionnaires. Ce nerf chemine sur la musculature stomodéale et, dans bien des cas, nous avons pu voir qu'il émettait des filets innervant les muscles circulaires du stomodeum. Il ne paraît pas dépasser le collier périœsophagien.

Nous devons noter la présence d'un nerf très fin (*N. C.*, fig. 17 et 18) qui part d'une région du cerveau située sous l'ocelle médian, région contenant un petit amas ganglionnaire que nous pouvons sans doute rapporter au deutocérébron. Il descend brusquement sur la gaine musculaire de l'œsophage, à droite du nerf récurrent, et il suit un trajet parallèle à ce dernier. Dans la plupart des cas, sa terminaison est imprécise, peut-être par suite de déplacements que lui fait subir le rasoir, mais par deux fois, nous l'avons vu si nettement se jeter dans le ganglion frontal que nous ne craignons pas d'affirmer qu'il en est toujours ainsi. Ce nerf, le *nervus connectivus*, impair, a une position asymétrique.

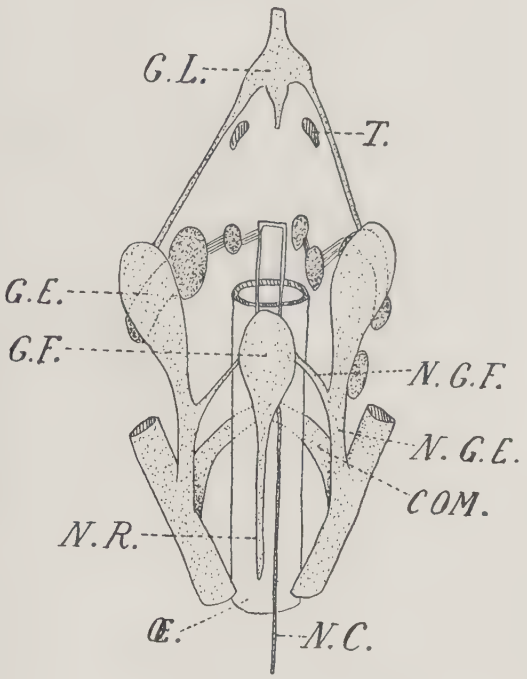


Fig. 18. — Système des ganglions épipharyngiens, frontal et labral et leurs connections (schéma). Les masses en grisé représentent les formations neuro-épithéliales.

G. L., g. labral. — *N. G. F.*, n. du g. frontal. — *N. G. E.*, n. du g. épipharyngien — *COM.*, commissure sous-œsophagienne. — *N. C.*, *nervus connectivus*. — *G. E.*, g. épipharyngien. — *G. F.*, g. frontal. — *N. R.*, n. récurrent. — *Œ.*, œsophage.

Le ganglion frontal donne en avant deux prolongements

qui s'unissent à une lame de laquelle partent de fins tractus, parsemés çà et là de noyaux, qui innervent les élévateurs du labre *(II)*, le muscle triangulaire *(IV)* et les rétracteurs de l'épipharynx *(III)*.

Les ganglions dont nous venons de parler : ganglions épi-

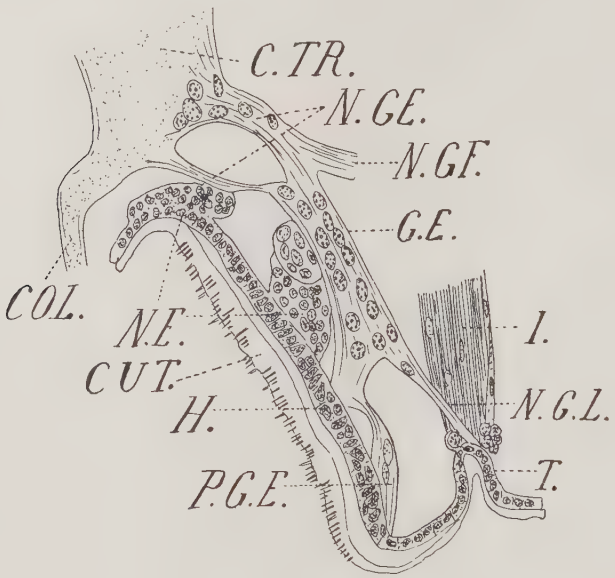


Fig. 19. — Coupe du ganglion épipharyngien.

C. TR., corne tritocéphalique. — *N. GE.*, nerf du g. épipharyngien. — *N. GF.*, nerf du g. frontal. — *G. E.*, g. épipharyngien. — *N. G. L.*, nerf du g. labral. — *T.*, torma. — *COL.*, collier. - *N. E.*, formations neuro-épithéliales. — *CUT.*, cuticule. — *H.*, hypoderme. — *P. G. E.*, pied du g. épipharyngien.

Partie droite, *Femelle*. — Fix. Duboscq-Brasil. — Col. hématéine picro-ponceau. — Structure établie avec deux coupes successives. — G. 300 x 2/3.

pharyngiens, frontal et labral, ont la structure normale des ganglions du système nerveux central (fig. 19). Les noyaux sont plongés dans une substance claire; ils sont grands, arrondis ou ovales, possèdent un nucléole central souvent volumineux. Les grains de chromatine, de grosseur irrégulière, sont disposés à la périphérie du noyau. Les noyaux sont en nombre réduit.

A ces ganglions sont annexées d'autres formations *(N. E.)* que nous n'hésitons pas à placer dans le système nerveux. Elles sont constituées par des masses irrégulières, en rapport de continuité avec l'hypoderme. Les plus importantes sont associées aux ganglions épipharyngiens. Elles sont directement appliquées contre ces derniers ou reliées par l'intermédiaire de filets sur la nature desquels nous n'avons aucune idée. Entre les ganglions épipharyngiens peuvent se présenter d'autres amas plus petits, à disposition et nombre variables.

Ces formations, par leur cytologie, diffèrent peu de l'hypoderme. Elles contiennent un grand nombre de noyaux, plus petits que ceux des vrais centres nerveux (rapport 5 à 8). Ces noyaux sont contenus dans un cytoplasme dense, très colorable. Les grains de chromatine sont très fins, nombreux. Quand les amas sont directement contre l'hypoderme, la distinction entre les deux tissus est difficile à faire; d'autre part, le passage est insensible entre eux et les ganglions. Par analogie avec ce qu'a décrit Denis (1928) chez les Collemboles, et nous y reviendrons, ces formations peuvent être qualifiées de neuro-épithéliales.

La disposition des amas varie avec chaque individu, au moins dans le détail, mais il y a toujours des masses neuro-épithéliales associées aux ganglions épipharyngiens et d'autres disposées entre ces derniers, associées à eux ou au ganglion frontal.

XIII. — DISCUSSIONS

Ayant ainsi débrouillé les points les plus importants de l'anatomie de la tête de *Dilta littoralis,* nous allons les comparer, d'une part, aux résultats établis par Denis (1928) sur l'anatomie de la tête des Collemboles et, d'autre part, aux schémas classiques du système nerveux céphalique admis pour les Ptérygotes. Ce faisant, nous aurons l'occasion de décrire quelques structures plus particulières, relevées chez *Dilta,* et dont nous n'avons pas parlé pour éviter les redites.

A. — Le muscle tentorio-oculaire

Parmi les Collemboles qu'il a étudiés, Denis (1928) l'a trouvé seulement chez *Anurida.* Comme chez *Dilta,* il s'insère

sur un bras du tentorium antérieur (de même que le suspenseur du tentorium). Il va à la face interne de la masse oculaire. Il n'avait pas d'analogue connu dans la tête des Insectes; *Dilta* est donc le deuxième Aptérygote où ce muscle est identifié. Pour Denis, il ne s'agirait nullement d'un oculomoteur, le tentorio-oculaire aurait la valeur d'un vulgaire muscle tentorio-tégumentaire, un suspenseur du tentorium.

Nous avons vu que chez *Dilta,* les fibres antérieures prennent attache sur l'hypoderme, tandis que les autres le font sur la couche externe pigmentée de l'œil. C'est bien un tentorio-tégumentaire, mais, étant donné son allure particulière, nous lui conserverons la dénomination de tentorio-oculaire. Nous ferons, comme Denis, toutes réserves sur son rôle possible; cependant nous ne pouvons nous empêcher de penser qu'il pourrait, en se rétractant, modifier le rayon de courbure de la cornée et avoir quelque action dans une sorte d'accommodation de l'œil des *Machilidae.*

Nous n'avons aucune certitude en ce qui concerne l'innervation de ce muscle, aussi bien chez *Anurida* que chez *Dilta.*

Chez *Anurida,* un nerf, issu du protocérébron, rampe sur le muscle tentorio-oculaire. Quoique n'ayant pu découvrir la plaque motrice, Denis pense qu'il pourrait bien être le nerf du muscle en question.

Chez *Dilta,* il n'y a pas de véritables nerfs destinés aux muscles tentorio-oculaire et suspenseur du tentorium. Ces muscles (fig. 20), dès leur naissance, passent dans un amas de cellules ganglionnaires dépendant des parties basses du protocérébron; sur le reste de leur parcours ils ne reçoivent aucun nerf. Les éléments ganglionnaires forment, par endroits, une gaine aux muscles; nous n'avons pu mettre en évidence aucune plaque motrice, mais nous sommes conduit à penser que les deux muscles reçoivent une innervation pendant leur passage dans l'écorce ganglionnaire protocérébrale. Cette innervation n'est pas deutocérébrale, les lobes deutocérébraux étant reportés très en avant.

Ces muscles, et en particulier le tentorio-oculaire, pourraient bien être les témoins de l'existence d'un métamère dont le neuromère s'est incorporé aux centres optiques pour constituer le protocérébron *(s. l.).* C'est la conclusion que formule Denis à propos d'*Anurida* et à laquelle nous souscrivons pleinement. C'est bien un métamère comme l'attestent les

muscles — formations d'origine mésodermique. Avec Denis, nous le qualifierons de préantennulaire, il est antérieur au segment des antennes qui sont les homologues des antennules des Crustacés.

La présence d'un tel métamère chez les Insectes considérés comme primitifs *(Anurida* et *Dilta)* ne doit pas nous étonner, car nous savons (voir Dawidoff, 1928) que les neuromères préantennulaires existent, incorporés au protocérébron, chez la Scolopendre (Heymons), tandis que chez les Crustacés, ils s'unissent au deutocérébron. De plus, Weissman (1926), sur l'embryon du Phasmide *Dixippus morosus*, a décrit, en avant des antennes, une paire de rudiments d'appendices homologues aux appendices préantennulaires de la Scolopendre.

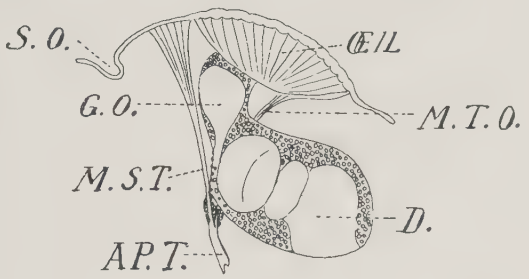


Fig. 20. — Le muscle tentorio-oculaire *(M. T. O.)* et le muscle suspenseur du tentorium antérieur *(M. S. T.)*.

D., coupe du deutocérébron. — *AP. T.*, apodème supérieur du tentorium. — *G. O.*, ganglion optique. — *S. O.*, suture occipitale.

B. — Le système nerveux acronal, sa structure

Denis (1928), chez *Anurida maritima*, a bien caractérisé des formations particulières, « sans doute exclusivement sensorielles, mais cependant pourvues d'éléments ganglionnaires, logées dans la région antérieure du museau, celle qui correspond au clypéo-labre », région nommée acron par les embryologistes. Ce système comprend les ganglions frontal, épipharyngiens et l'*arcus neuro-epithelialis*. Il contracte « des rapports de continuité avec l'hypoderme » (p. 61).

Chez ce Collembole, d'après Denis, « il y a, dans la région de l'acron, des formations douées d'une allure particulière, dérivées de l'hypoderme et servant, soit seules *(arcus neuro-epithelialis)*, soit en collaboration avec des éléments du système nerveux central (ganglions frontal et épipharyngiens),

à constituer de véritables organes bien individualisés » (pp. 62, 63). Dans le ganglion frontal, par exemple, en plus des petits noyaux semblables à ceux du système nerveux central, on trouve, principalement dans la partie antérieure, de gros noyaux plongés dans une substance éosinophile (les cellules hypodermiques sont caractérisées par de gros noyaux dans un cytoplasme éosinophile). Le pied du ganglion frontal, constitué par un gros tractus cellulaire, se relie directement à l'hypoderme épipharyngien et contient un ou deux noyaux plus gros que les autres. Les ganglions épipharyngiens ont aussi une structure mixte.

Ainsi donc, dans la « structure intime » du système nerveux acronal d'*Anurida* entrent des éléments hypodermiques.

Chez *Tomocerus catalanus*, comme Denis (1928) l'a constaté, le système nerveux acronal se retrouve sous forme de « masses de tissu, d'allure hypodermique et bien détachées de l'hypoderme lui-même. Deux de ces masses sont bien visibles et contiennent une cellule à noyau géant, au-dessus du ganglion frontal antérieur. Il existe également un revêtement à gros noyaux des ganglions frontaux et épipharyngiens. » (pp. 151, 152.) Chez *Tomocerus*, nous assistons donc à la réduction du système nerveux de l'acron pendant que s'individualise le système nerveux métamérique.

Chez *Dilta littoralis*, nous l'avons vu, les ganglions frontal et épipharyngiens ne sont constitués que par des cellules nerveuses différenciées. Mais nous avons noté des masses hypodermiques, plus ou moins séparées de la couche hypodermique, qui peuvent être contiguës aux ganglions épipharyngiens ou libres. Ces masses, sans aucun doute, représentent les formations neuro-épithéliales des Collemboles entrant dans la composition du système nerveux céphalique d'*Anurida*. Nous nous rappelons, surtout en ce qui concerne le ganglion épipharyngien, que, parfois, la limite est incertaine entre tissu neuro-épithélial et tissu ganglionnaire. Chez *Dilta*, à l'inverse de ce qui se passe pour les Collemboles, les éléments nerveux ont un noyau plus gros que celui des formations hypodermiques et neuro-épithéliales. Quelquefois (fig. 19), au cours de la fixation, une partie des fibres du nerf du ganglion épipharyngien peut adhérer à une masse hypodermique sous-jacente qui les entraîne avec elle. Ceci dénote plus qu'un simple contact.

Ainsi donc chez *Dilta*, plus que chez *Tomocerus*, le tissu

neuro-épithélial tend à se séparer du système nerveux métamérique. Nous assistons à une sorte d'« épuration » par élimination des cellules à caractère hypodermique qui entrent dans la composition intime des ganglions d'*Anurida* dont la structure mixte correspond probablement à un caractère primitif. En tout cas, chez *Dilta* (1), aucune des masses ne forme d'organe individualisé.

C. — Rappel de quelques données relatives au système nerveux céphalique des Ptérygotes

Nous ferons état de quelques données classiques reproduites dans tous les traités d'entomologie (*cf.* en particulier Snodgrass, 1935).

Le cerveau est relié à la masse sous-œsophagienne par deux connectifs qui forment le collier périœsophagien. Le ganglion frontal, situé au-dessus du stomodeum, est relié au cerveau par un nerf pair : le nerf labro-frontal tirant son origine du tritocérébron (Viallanes, 1887) ; il donne une branche : le nerf labral qui innerve le labre.

Au-dessous du tube digestif se place une « commissure », la « commissure transverse de l'anneau périœsophagien » qui, selon Viallanes (1887), « sert à réunir entre elles deux moitiés du tritocérébron » (p. 82) ; il propose de lui donner le nom de « commissure des lobes tritocérébraux ». C'est la « commissure tritocérébrale » des auteurs modernes. On admet donc, à l'heure actuelle, sans hésitation aucune, malgré les travaux de Denis (1928) dont nous parlerons longuement, que seules les deux moitiés du proto- et du deutocérébron sont unies au-dessus du stomodeum, tandis que les fibres d'union des centres tritocérébraux passeraient au-dessous de l'œsophage. Les ganglions tritocérébraux seraient donc les premiers ganglions postoraux de la chaîne nerveuse des Insectes.

La place des racines labro-frontales est sujette à des variations dont les modalités ont été exposées, à grands traits,

(1) Nous devrions plutôt dire chez *Dilta* adulte. Sur des préparations de larves que nous avons examinées rapidement et dont nous comptons reprendre l'étude, il nous a bien semblé apercevoir, dans le clypéus, des cellules, grandes, uninucléées, qui ne seraient pas sans présenter des analogies avec les cellules de l'*arcus neuro-epithelialis* d'*Anurida*. Mais aucune trace de ces cellules ne subsiste chez l'adulte.

par Denis (1925). Nous pouvons avec cet auteur distinguer deux types :

a) L'un, qui nous intéresse plus particulièrement, est représenté par *Blatta (Periplaneta)*, Ptérygote considéré comme primitif, où les racines labro-frontales naissent au-dessous de l'œsophage, loin du nerf antennaire deutocérébral (Newton, 1879; Koestler, 1883; Hofer, 1887; Haller, 1905, 1907; Kühnle, 1913; Bretschneider, 1914 — cités par Denis). « La disposition est si frappante qu'Haller a cru devoir considérer les racines du ganglion frontal comme appartenant à un neuromère postérieur au tritocérébral. » (Denis, p. 232.)

Ce type se rencontre aussi, chez les insectes encore primitifs tels que *Forficula, Eutermes* (Kühnle, 1913), et chez les larves de *Chironomus* (Holmgren, 1904).

b) L'autre type caractérise les insectes à collier périœsophagien court (insectes suceurs, piqueurs, lécheurs) dans lesquels les racines se rapprochent tellement du nerf antennaire que ce dernier et le nerf labro-frontal paraissent naître d'un même centre.

D. — Les systèmes nerveux céphaliques d'*Anurida maritima* et d'*Onychiurus fimetarius*, d'après R. Denis

Il semble qu'après les recherches de Denis (1928) sur l'anatomie de la tête des Collemboles, les conclusions auxquelles il aboutit touchant le système nerveux céphalique et les hypothèses qu'il formule n'ont pas trouvé l'accueil qu'elles méritent auprès des entomologistes. Nous sommes étonné de voir que le plus récent traité de morphologie entomologique, celui de Snodgrass (1935), excellent par ailleurs, n'en fasse aucune mention.

Et pourtant, comme nous allons le voir, le travail de Denis est capital, et toute étude générale sur le système nerveux céphalique des Insectes doit tenir compte des données exposées par cet auteur.

Chez *Anurida maritima*, il n'y a pas de « commissure transverse ». De la masse sous-œsophagienne partent cinq paires de nerfs et un nerf impair, d'ailleurs mal défini. Les cinq paires de nerfs sont : les mandibulaires, les maxillaires, les nerfs d'Hoffmann (ainsi nommés par Denis), les labiaux et les hypopharyngiens.

Ces derniers, volumineux (*N. H.*, fig. 21), dont Denis souligne toute l'importance, naissent de la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne et se rendent en avant dans la région de l'hypopharynx. Dès leur sortie, ils sont unis par une anastomose transverse, la lame fibreuse postérieure *(b)* qui passe, sans les innerver, au-dessus des plus ventraux des muscles dilatateurs du pharynx qui sont les muscles superlingaux; ces muscles passent donc, comme le fait remarquer Denis, à travers une perforation du système nerveux. Une deuxième anastomose, plus forte que la première, la lame fibreuse antérieure *(c)* relie les deux nerfs hypopharyngiens, elle donne latéralement deux cornes qui contiennent quelques noyaux. La lame fibreuse antérieure n'en renferme aucun. Cette lame innerve les muscles superlinguaux et les dilatateurs ventraux du pharynx. Chaque corne donne deux nerfs ascendants qui vont dans le domaine supra-oral : un médial *(m.)* et un latéral *(l.)*. Dans le domaine supra-oral, au niveau du plan de l'épipharynx, le nerf médial reçoit une première branche du ganglion frontal *(G. F.)*; un peu plus loin une deuxième, après avoir reçu un nerf très fin *(x.)* qui vient du ganglion épipharyngien *(G. E.)*. En avant de la première paire de muscles dorso-ventraux de l'atrium (1), le nerf médial se renfle. Les deux renflements ainsi constitués s'unissent l'un à l'autre, par une anastomose transverse qui passe par dessous le ganglion frontal sans entrer en relation avec lui. Le nerf médial innerve la deuxième paire de dorso-ventraux et les dilatateurs épipharyngiens.

Le ganglion frontal, dont nous venons de voir les rapports avec le nerf médial, se continue, en avant, par un gros tractus qui l'unit au ganglion labral *(G. L.)* muni de trois pieds. Le nerf récurrent ne présente rien de particulier.

Les ganglions épipharyngiens sont reliés à la face antéro-ventrale du cerveau par un nerf très fin *(y)*, tritocérébral. Nous avons vu que le nerf noté *x* unit le ganglion épipharyngien au nerf médial.

L'*arcus neuro-epithelialis* *(A. N. E.)* est une formation inconnue ailleurs que chez *Anurida*. Il est constitué par une grosse masse, comprenant deux cellules à gros noyaux, placée entre le ganglion frontal et le labral. Il s'agirait, pour Denis,

---

(1) Pour la définition de l'atrium des Collemboles, se reporter au travail de Denis.

d'un organe gustatif à caractère primitif. L'*arcus* fournit deux prolongements vers l'arrière, munis de nombreux noyaux, qui se rendent dans les ganglions épipharyngiens.

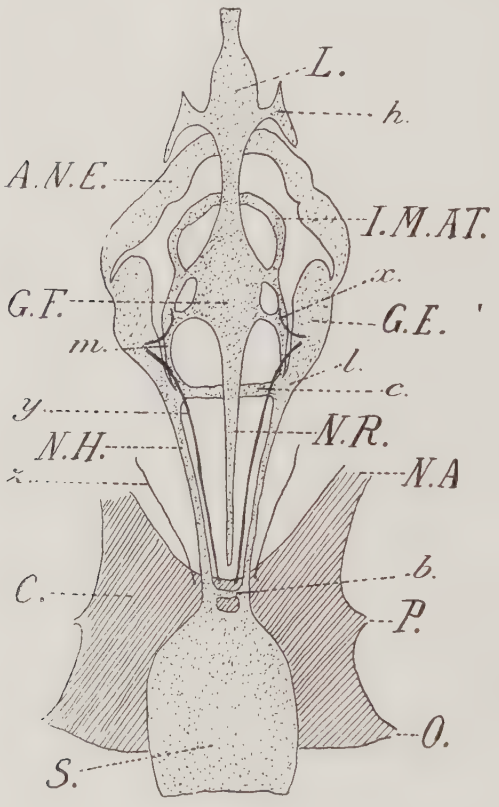


Fig. 21. — Schéma du système nerveux de la région antérieure de la tête, en vue dorsale, d'*Anurida maritima;* d'après Denis (1928), légèrement modifié.

L, g. labral. — *h*,, pied latéral du g. labral. — *I. M. AT.*, innervation des muscles antérieurs de l'atrium. — *G. E.*, g. épipharyngien. — *l.*, nerf latéral. — *c.*, commissure antérieure. — *N. R.*, nerf récurrent. — *b.*, commissure antérieure. — *A. N. E.*, arc neuro-épithélial. — *G. F.*, ganglion frontal. — *m.*, nerf médial. — *N. H.*, nerf hypopharyngien. — *S.*, masse sous-œsophagienne.
Le cerveau, *C.*, en hachures, est supposé transparent pour les formations nerveuses situées au-dessous de lui. — *N. A.*, nerf antennaire. — *P.*, nerf post-antennaire. — *O.*, nerf optique.

En somme, « au niveau de la bouche primitive (embryonnaire) il existe un anneau nerveux, fait par l'ensemble des nerfs issus des cornes de la lame fibreuse antérieure, cette lame elle-même et les fibres transverses, individualisées en nerfs, de la face ventrale du ganglion frontal ». C'est l'anneau nerveux périoral, contractant des rapports avec le système des ganglions épipharyngiens, frontal et l'*arcus neuro-epithelialis*.

Chez *Onychiurus*, où les nerfs *y* manquent, le collier périœsophagien est prolongé « vers l'avant dans sa partie ventrale » par une lame fibreuse perforée par les deux muscles superlinguaux. Cette lame donne deux nerfs sensoriels destinés à la partie

dorsale de l'hypopharynx et se prolonge par deux cornes qui la mettent en relation avec le ganglion frontal; elle représente les deux nerfs hypopharyngiens d'*Anurida* qui appartiennent à la masse sous-œsophagienne. Le départ du nerf tritocérébral est nettement séparé des centres antennaires. Denis montre que les centres des nerfs hypopharyngiens chez *Onychiurus* sont contenus dans le collier, ils ont donc remonté par rapport à la disposition connue chez *Anurida* puisqu'ils étaient incorporés à la masse sous-œsophagienne dans cette dernière forme. Chez *Onychiurus,* ils se rapprochent des centres des nerfs tritocéphaliques, on pourrait même croire confondus ces deux centres si l'exemple d'*Anurida* ne prouvait le contraire.

E. — Différences essentielles séparant le système nerveux céphalique des Collemboles de celui des Ptérygotes

Ces différences portent sur les liaisons du ganglion frontal, sur la présence ou l'absence des ganglions épipharyngiens et labral et de la « commissure tritocérébrale ».

Cette dernière manque chez *Anurida.* De gros nerfs hypopharyngiens unis par deux lames naissent de la masse sous-œsophagienne; des cornes de la lame antérieure part le nerf médial qui se jette dans le ganglion frontal. Un nerf — noté *y* par Denis qui lui attribue une valeur tritocérébrale — unit le cerveau au ganglion épipharyngien.

Chez les Ptérygotes, pourvus d'une « commissure tritocérébrale », le ganglion frontal est rattaché au cerveau par le nerf labro-frontal, de nature tritocéphalique selon les auteurs. Il n'y a pas de ganglions épipharyngiens; notons cependant que M[lle] Vassal (1939) a décrit, chez les Ephémères, des ganglions qui lui semblent homologues aux épipharyngiens des Collemboles.

Nous nous trouvons donc en présence de deux structures qui paraissent fondamentalement différentes. Ce fait n'a pas manqué de retenir l'attention de Denis. Comment l'auteur homologue-t-il les deux systèmes ?

D'après lui, les nerfs *y* d'*Anurida* ne représentent pas les racines labro-frontales des Ptérygotes. Il écrit : « Ce sont les nerfs hypopharyngiens qui, chez *Anurida,* jouent le rôle des racines labro-frontales et ce Collembole est, jusqu'à nouvel ordre, le seul Insecte connu présentant l'insertion des racines

sur la masse sous-œsophagienne. » (p. 231.) Ces racines dépendent d'un métamère situé entre le tritocérébral et le mandibulaire, appelé par Denis métamère superlingual, auquel appartiennent entre autres les superlingues, les muscles superlinguaux passant au-dessous de la lame antérieure *b* et les fibres stomodéales situées au-dessus. On trouvera dans le travail de Denis les raisons qui lui font admettre l'existence de ce métamère particulier. Les muscles superlinguaux percent la plaque résultant de la fusion des deux nerfs hypopharyngiens chez les deux Collemboles *Onychiurus fimetarius* et *Tomocerus catalanus*, plaque qui s'est incorporée au collier. Chez eux, les centres superlinguaux (ou rostraux) « ont quitté la masse sous-œsophagienne et ont remonté le long des branches du collier. Ils sont venus jusqu'au contact des centres afférents au nerf tritocérébral, que nous nommons centres tritocérébraux ou antennaires. Ils ont comme refoulé au devant d'eux les quelques cellules éparses le long de la face antérieure du collier d'*Anurida* et les ont ramassées en un groupe compact. Ainsi on a tout à fait l'impression que les nerfs hypopharyngiens et tritocéphaliques partent d'un seul et même centre : celui qui est généralement connu sous le nom de tritocérébral, et dont Viallanes a si nettement montré la constitution double chez les Téléiocérates. *Anurida* est le seul insecte connu qui présente une dualité du tritocérébrum *(s. l.)* comparable à celle des Crustacés. » (pp. 231-232.) Nous avons vu que chez *Periplaneta* les racines labro-frontales naissent loin du nerf antennaire.

Ainsi donc, pour Denis, sont homologues les nerfs labro-frontaux (en position paraœsophagienne ou sous-œsophagienne) des Ptérygotes et les nerfs hypopharyngiens d'*Anurida*.

Mais que faire de la « commissure tritocéphalique » des Ptérygotes, présente aussi chez *Machilis* comme Grassi (1889) l'avait déjà vu ? Les termes de comparaison manquent à Denis. Il suggère une hypothèse que, précisément, les dispositifs que nous avons mis en évidence chez *Dilta* vont nous permettre de vérifier.

Cette commissure chez les Insectes indiquerait que, seuls, parmi les centres du cerveau, les centres tritocéphaliques sont unis au-dessous de l'œsophage tandis que les centres précédents se juxtaposent au-dessus du tube digestif. Chez les

Chilopodes, Denis fait justement remarquer que le « *pons inferior cerebri* » est supraoral et pourtant « le stomodeum se développe de la même façon que chez les Insectes » (p. 236). Il se pourrait donc que la « commissure tritocéphalique » ne soit pas une vraie commissure unissant deux ganglions.

Reprenons, avec Denis, ce qui peut être observé chez les Collemboles. Deux lames : une postérieure *(b)* et une antérieure *(c)*, unissent les deux nerfs hypopharyngiens chez *Anurida*. Chez *Onychiurus* et *Tomocerus*, la lame *b* d'*Anurida* est incorporée à la masse sous-œsophagienne, les muscles dilatateurs ventraux du pharynx passent, en avant, dans une perforation du système nerveux, perforation dont la limite antérieure est constituée par la lame antérieure *c* d'*Anurida* et la partie proximale des nerfs hypopharyngiens. Willem (1900), chez *Podura aquatica*, décrit une série de canaux médians verticaux perforant la masse sous-œsophagienne. Il attire l'attention sur eux; le premier, l'antérieur (fig. 5, pl. II), est situé « immédiatement contre la bifurcation des deux commissures périœsophagiennes »; il est parcouru par deux fibres musculaires que Denis assimile à ses muscles superlinguaux.

Nous sommes peu renseignés sur les muscles perforant le système nerveux chez les Ptérygotes. D'après la revue bibliographique faite par Denis, nous pouvons croire leur existence établie chez *Dytiscus* et *Periplaneta*.

Rapportons ici intégralement les réflexions de Denis (p. 237). « Pouvons-nous passer du cas de *Podura* à celui des Insectes ? Avouons que ce serait faire un saut un peu brutal, étant donné qu'il n'est pas du tout indiqué de placer les Collemboles sur le rameau phylétique des vrais Insectes. Toutefois, nous concevons la possibilité d'une hypothèse, valable au moins comme hypothèse de travail. La « cérébralisation » se poursuivant chez les Insectes, la portion hypopharyngienne, incorporée à la masse sous-œsophagienne de *Podura*, pourrait se dégager et subir, à son tour, le déplacement vers les régions dorsales de la tête. Alors les commissures transverses, dites tritocérébrales des Insectes, ne seraient autre chose que nos bandelettes hypopharyngiennes et n'auraient pas par conséquent la valeur de commissures interganglionnaires. Ainsi, leur position infra-orale ne nécessiterait aucune explication. Ainsi s'expliquerait l'autonomie évolutive desdites commissures, indice de leur incorporation au système nerveux central,

Ajoutons que la plus dorsale des deux commissures correspondrait à la réunion des deux bandelettes d'*Anurida* et que, naturellement, *a fortiori,* la plus ventrale serait aussi de nature superlinguale ou post-superlinguale. » L'auteur poursuit (p. 239) : « Il est évident que, si les centres rostraux remontent le long du collier chez les Insectes, une partie de ces centres, ou tout au moins les nerfs des dilatateurs ventraux du pharynx, reste ventrale. »

Chez *Dilta littoralis,* l'innervation ventrale de l'hypopharynx est assurée par les nerfs hypopharyngiens, issus de la masse sous-œsophagienne; l'innervation dorsale, celle des superlingues, par deux nerfs très courts naissant à mi-chemin sur les branches du collier. Les racines labro-frontales sont situées au-dessous du tube digestif, comme chez *Periplaneta;* elles fournissent deux nerfs : l'un qui se jette dans le ganglion épipharyngien, l'autre qui unit le ganglion frontal au cerveau (fig. 18).

Dans la portion qui nous intéresse, le système nerveux céphalique de *Dilta* est intermédiaire entre celui des Ptérygotes et celui des Collemboles. *Dilta* se rapproche des Ptérygotes par la liaison du cerveau au ganglion frontal au moyen d'un nerf dont nous déterminerons la valeur tritocéphalique et par la présence d'une « commissure transverse ». Il s'apparente aux Ptérygotes primitifs *(Periplaneta)* par l'insertion basse du nerf labro-frontal, comme il arrive probablement chez *Lepisma* (voir Böttger, 1910). Il présente de curieuses analogies avec *Anurida :* présence de ganglions épipharyngiens et d'un anneau oral.

Examinons quelques points particuliers.

a) *La « commissure tritocérébrale » de* Dilta

Nous savons que Denis admet, d'une manière hypothétique, que la « commissure tritocérébrale » des Ptérygotes représente simplement la lame antérieure d'*Anurida.* L'hypothèse est vérifiée, chez *Dilta,* où nous avons recherché le mode d'innervation des muscles dilatateurs ventraux du pharynx (muscles tentorio-stomodéaux).

Notons que chez *Dilta,* les superlingues ont perdu leur musculature, ces muscles superlinguaux des Collemboles qui

perforent le système nerveux (Denis). Mais, étant donné la position des nerfs superlinguaux de *Dilta* et la position des superlingues, si les muscles superlinguaux existaient, ils passeraient entre la masse sous-œsophagienne et la « commissure transverse ». Les dilatateurs ventraux du pharynx (*M. T. S.*, fig. 15 et fig 22, *A* et 22, *B*) constituent un paquet naissant sur le tentorium antérieur, au-dessous des muscles antennaires. Ils passent, entre les branches du collier, au-dessus de la commissure, comme chez *Anurida* ils passent au-dessus de la lame antérieure *(c.)*, et c'est à ce niveau qu'ils reçoivent des nerfs très fins issus de la commissure qui contient aux extrémités quelques cellules ganglionnaires (fig. 22, *A* et *B*). Ces nerfs (*N. T. S. D.* et *N. T. S. G.*, fig. 22) prennent naissance par deux racines qui correspondent aux petits amas ganglionnaires de la commissure. Ils sont parfois difficiles à apercevoir et donnent, sur chacun des muscles, une petite plaque motrice. Ils n'ont été vus ni par Oudemans (1887), ni par Grassi (1889),

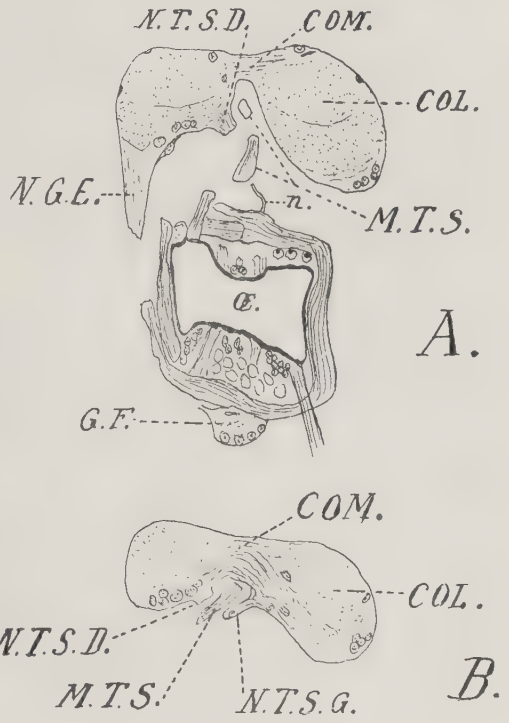


Fig. 22. — Deux coupes successives perpendiculaires au plan sagittal passant par la commissure sous-œsophagienne. *A.* plus haute que *B. A.* passe par la racine du nerf du ganglion épipharyngien droit *(N. G. E.)*.

COM., commissure. — *COL.*, coupe du collier — *M. T. S.*, muscles tentorio-stomodéaux. — *N. T. S. D.* et *N. T. S. G.*, nerfs innervant les tentorio-stomodéaux. — *G. F.*, en A, ganglion frontal. — *Œ.*, œsophage. — *n.*, nerf innervant la musculature circulaire du stomodeum.

ni par Becker (1898). Nous ne savons pas si Hilton (1917) en parle, car nous n'avons pu consulter son travail.

Bar (1912) a noté, chez les Machilides étudiés par lui, des fibres nerveuses, très fines, partant de la commissure transverse. Les unes sont dirigées en avant, pour lui elles se rendent dans le labrum; les autres vont vers l'arrière et l'auteur n'a pu déterminer leur trajet. Les nerfs antérieurs représentent certainement nos nerfs tentorio-stomodéaux qui, chez *Dilta*, ne passent pas dans le labrum.

Les racines des nerfs des muscles dilatateurs se croisent sur le plan médian, elles se croisent parce que les muscles eux-mêmes sont chiasmatiques. La direction des muscles sur les dessins des coupes 22, *A* et 22, *B* donne une bonne indication de cet entrecroisement.

Quelques filets se rendent à la musculature circulaire du stomodeum (*n.*, fig. 22, *A*).

Les deux branches du collier sont très rapprochées au niveau de la commissure, comme si l'entrecroisement des dilatateurs du stomodeum avait empêché les centres qui les innervent de s'éloigner.

Ainsi donc les mêmes muscles sont innervés chez *Dilta* par la « commissure tritocérébrale » et chez *Anurida* par la lame antérieure. Première preuve de l'identité de ces deux formations.

Malheureusement, en ce qui concerne les Ptérygotes, nous n'avons aucun renseignement sur l'innervation des tentorio-stomodéaux.

b) *La constitution de l'anneau oral*

Nous allons trouver une deuxième preuve de l'homologie de la commissure transverse de *Dilta* avec la lame antérieure d'*Anurida* dans l'étude de l'anneau oral.

Chez ce Collembole où l'anneau oral est le mieux défini, il se forme autour de la bouche un anneau complet « pourvu d'expansions ganglionnaires » (Denis) comprenant : la lame fibreuse antérieure avec ses cornes, les nerfs qui en partent et qui vont aux ganglions épipharyngiens et au ganglion frontal.

L'anneau oral de *Dilta* est constitué par : la commissure transverse (= lame antérieure d'*Anurida*), un nerf, en partie tritocéphalique comme nous allons le voir, reliant les extré-

mités de cette commissure aux ganglions épipharyngiens (homologue de la corne de la lame antérieure d'*Anurida*) et dont une branche se rend au ganglion frontal.

Pour passer du type *Anurida* au type *Dilta*, qui ne diffère du type des Ptérygotes que par la présence des ganglions épipharyngiens, nous devons admettre que les formations suivantes ont une valeur double :

a) La racine labro-frontale de *Dilta*, qui représente le nerf tritocéphalique labro-frontal *(s. s.)* des Ptérygotes plus la corne de la lame fibreuse antérieure d'*Anurida;*

b) Le nerf labro-frontal de *Dilta*, qui résulte de l'union du nerf labro-frontal *(s. s.)* des Ptérygotes et du nerf reliant les ganglions épipharyngiens au ganglion frontal d'*Anurida* (nerf médial de Denis).

Certes, histologiquement, nous ne sommes pas capable de déceler la double nature des racines labro-frontales de *Dilta*. Cependant, sous l'effet de la fixation, il peut arriver que des amas de tissu neuro-épithélial — reste du système nerveux acronal — placés entre les racines en question et la couche hypodermique suivent cette dernière pendant la rétraction générale des tissus et séparent en deux tractus le nerf labro-frontal (fig. 19). Il y a peut-être là un indice que nous ne devons pas négliger, une individualisation mécanique des deux composants d'un nerf à allure simple.

Il reste à expliquer la nature tritocéphalique de l'union du ganglion frontal avec la masse sus-œsophagienne chez *Dilta*. Nous devons — contrairement à l'opinion de Denis — considérer la portion tritocéphalique du nerf labro-frontal comme homologue du nerf *y* d'*Anurida*. Les nerfs *y*, comme Denis l'a établi chez ce Collembole, constituent les racines dorsales de l'anneau oral, les racines ventrales étant les nerfs hypopharyngiens. Naturellement, nous le verrons par la suite, nous n'avons pas à faire intervenir le *nervus connectivus* de Baldus.

Les ganglions épipharyngiens manquent sans doute à la grande majorité des Ptérygotes. Nous les voyons montrer une tendance à l'isolement chez *Dilta*. Ils émettent un nerf labral qui les unit au ganglion labral. Après leur disparition, le nerf disparaît ou subsiste et représente alors *(p. p.)* le nerf labral des Ptérygotes auquel les auteurs attribuent une valeur tritocéphalique. Le petit ganglion que M[lle] Vassal (1939), dans la tête de l'Ephémère *Cloeon*, assimile au ganglion épipharyngien des Collemboles est uni à la base du nerf labral

par un fin tractus. Ce ganglion de taille réduite est donc plus isolé que chez *Dilta* et il est peut-être en voie de disparition.

Notre conception de l'évolution de la commissure transverse et des racines labro-frontales est la suivante :

Par suite de causes complexes, l'anneau oral d'*Anurida* se rapproche du cerveau en remontant le long du pharynx. Ce mouvement, dont l'étude appartient peut-être aux embryologistes, est sans doute corrélatif du cheminement vers l'arrière des segments proto-, deuto- et tritocérébraux, en même temps que de la montée vers le sommet du crâne des portions tergales et pleurales. Les centres qui innervent la lingua et dépendent du neuromère mandibulaire restent incorporés à la masse sous-œsophagienne. La lame antérieure d'*Anurida* devient la « commissure transverse » dite « tritocérébrale » des Ptérygotes. Le ganglion frontal se rapproche du tritocérébron; ainsi diminue la longueur du nerf *y* d'*Anurida*, qui s'unit au nerf médial comme le montre la position des ganglions épipharyngiens de *Dilta*. Autrement dit, les racines ventrales de l'anneau oral se rapprochent des racines frontales et parviennent à fusionner au niveau des racines labro-frontales de *Dilta*. Sans doute le nerf médial disparaît-il chez les Ptérygotes dépourvus de ganglions épipharyngiens, où le nerf *y* tritocéphalique assure seul la liaison entre le cerveau et le ganglion frontal.

Nous savons que Denis admet un métamère particulier, le métamère superlingual, différent de l'intercalaire, situé entre le tritocérébral et le mandibulaire. Les muscles dilatateurs ventraux du pharynx et les centres qui les innervent appartiennent à ce métamère et ce sont précisément ces centres, du fait du rapprochement de l'anneau oral de la masse sus-œsophagienne, qui remontent le long du collier après avoir quitté la masse sous-œsophagienne. Nous le retrouvons aux deux extrémités de la commissure transverse de *Dilta;* ce sont eux qui fournissent l'influx nerveux aux muscles tentorio-stomodéaux.

Ainsi donc — comme le suggérait Denis — la commissure transverse ne dépendrait pas du tritocérébron. Ce neuromère, supra-oral, se comporterait comme les précédents. Pour notre part, nous pensons que le tractus sous-œsophagien aurait bien la valeur d'une commissure unissant les centres superlinguaux capables de se déplacer le long des branches des connectifs

périœsophagiens. Rappelons que pendant ce déplacement, amorcé chez *Onychiurus* et auquel correspond un rapprochement de l'anneau oral de la masse sus-œsophagienne, le système nerveux métamérique s'épure des formations neuro-épithéliales déjà séparées des ganglions chez *Tomocerus*.

Comme on le voit, les faits et l'explication simple que nous leur donnons s'accordent en partie avec l'hypothèse de Denis que nous avons rapportée plus haut. La « commissure tritocérébrale » est une véritable commissure, que nous devrions appeler superlinguale. Denis pense pouvoir admettre la prépondérance des racines ventrales de l'anneau oral sur les dorsales « quasi vestigiales » (les nerfs *y* d'*Anurida*). C'est vrai pour les Collemboles, car ils possèdent des nerfs hypopharyngiens développés. Ce serait vrai pour les autres insectes si, comme le veut Denis, les nerfs *y* ne prenaient aucune part dans la liaison du ganglion frontal au cerveau. Etant donné la structure mixte présentée par *Dilta* et la disparition progressive des ganglions épipharyngiens chez les insectes autres que les Collemboles, nous pensons, au contraire, que ce sont les racines dorsales qui prennent la prépondérance ailleurs que chez les Collemboles. Les ventrales étant réduites, chez *Dilta*, à ce qui relie les extrémités de la commissure aux ganglions épipharyngiens et par là au ganglion frontal. Elles disparaissent peut-être chez les insectes dépourvus de ganglions épipharyngiens qui, chez *Dilta*, nous ont permis de les jalonner.

c) *Le nerf moteur antennaire et le nerf tégumentaire tergal*

Le nerf deutocéphalique ou antennaire, à la fois moteur et sensoriel, ne donne aucune branche pour les muscles antennaires à insertion tentoriale que nous avons décrits. Ces muscles reçoivent, comme chez les Ptérygotes, l'influx nerveux du nerf moteur antennaire; c'est le nerf antennaire accessoire de Viallanes, le nerf moteur du scape de Janet.

Les muscles antennaires, tous issus du tentorium antérieur, constituent un faisceau assez lâche que l'on reconnaît à première vue sur les coupes perpendiculaires au plan sagittal (fig. 23, *M. AN.*). Pour se rendre à la bordure de l'antenne, ils passent près de la corne antérieure du cerveau et c'est à ce niveau qu'ils reçoivent leur innervation.

Sur notre dessin (fig. 23), nous apercevons le ganglion épipharyngien *(G. E.)*. Le nerf moteur antennaire *(N. M. AN.)* a une racine assez grosse, munie de nombreux noyaux; il naît d'une masse ganglionnaire nettement séparée de la deutocérébrale. Il passe sous le premier muscle antennaire qu'il rencontre et donne deux branches : l'une revient en direction du

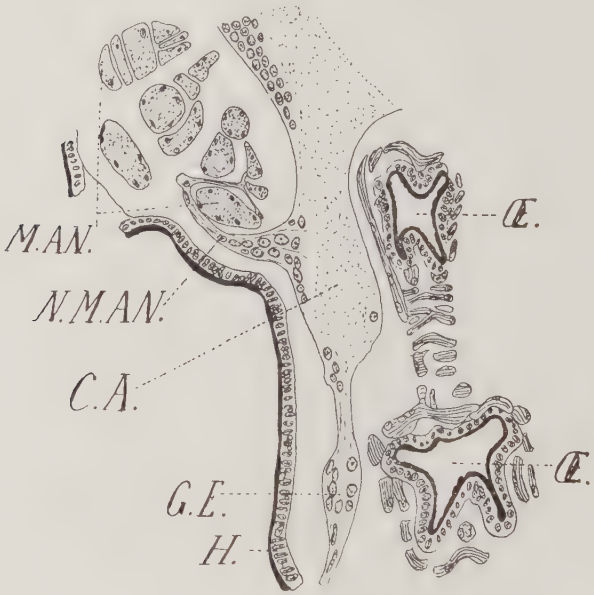


Fig. 23. — Coupe passant par la racine du nerf tritocéphalique moteur antennaire *(N. M. AN.)* et le ganglion épipharyngien droit *(G. E.)*.

M. AN., muscles antennaires. — *C. A.*, corne tritocéphalique. — *H.*, hypoderme. — *Œ.*, œsophage.
Femelle. — Fix. Duboscq-Brasil. — Col. hématéine, picro-ponceau. — G. 300 x 2/3.

collier et innerve les muscles situés le plus près de la masse nerveuse, l'autre, dont nous ne voyons que la base, est plus grosse et innerve le reste des muscles antennaires. Nous avons aisément trouvé, sur chacun des muscles, les plaques motrices.

Un peu en arrière de la coupe que nous avons figurée, le nerf moteur antennaire remonte franchement le long du muscle antennaire le plus bas, il fournit une branche très fine qui longe le pied du tentorium antérieur et qui innerve proba-

blement (nous ne pouvons affirmer la réalité du fait) la portion antérieure de la glande céphalique antérieure. Puis, la branche se dirige vers le haut et légèrement en arrière, passe en dehors de tout le paquet des muscles antennaires sans se ramifier et se rend dans une couche épaisse d'hypoderme située en avant de l'ocelle latéral. En entrant dans l'hypoderme, elle se renfle légèrement, forme une petite massue qui contient un noyau ovale. Il s'agit là du nerf tégumentaire que nous qualifions de tergal, pour le différencier d'un autre nerf tégumentaire dont nous reparlerons un peu plus loin.

Nous trouvons chez *Dilta* une disposition semblable à celle que Denis (1928) a décrite chez *Anurida* où le nerf moteur antennaire « naît de la région antéro-latérale du collier périœsophagien, au voisinage du point où ce dernier s'unit au bulbe olfactif » (p. 26), et où il envoie des branches tégumentaires sensorielles.

Le nerf tégumentaire est bien connu chez les Ptérygotes (*cf.* en particulier Viallanes [1887] pour le Criquet, Snodgrass [1935] pour *Dissosteira carolina*). Sa nature tritocéphalique ne fait pas de doute (Viallanes, Denis, Hanström, Snodgrass). Il s'ensuit que le nerf moteur antennaire est aussi tritocéphalique comme Denis l'a montré chez les Collemboles.

S'il était deutocéphalique, comme le voudrait Holste (1923) pour *Dytiscus*, il faudrait admettre que la corne antérieure du cerveau chez *Dilta littoralis* est deutocéphalique; par conséquent serait aussi deutocéphalique le nerf qui unit le cerveau au ganglion épipharyngien et au ganglion frontal. *Dilta* occuperait donc — à ce point de vue — une place extraordinaire parmi les Insectes en possédant un nerf deutocérébral en rapport avec le ganglion épipharyngien (contrairement à ce que Denis a décrit chez les Collemboles) et avec le ganglion frontal (contrairement à ce qui se passe chez les Ptérygotes). La corne antérieure représente donc le tritocéphalon chez *Dilta* et l'antenne est innervée par des nerfs deuto- et tritocérébraux.

Chez les Ptérygotes, les racines du nerf moteur antennaire et du nerf tégumentaire sont séparées; le moteur antennaire peut manquer, si nous en croyons Snodgrass (1935), chez *Dissosteira carolina*. Chez les Aptérygotes : les Collemboles (Denis) et le Machilide *Dilta*, il y a une racine commune. Il se pourrait bien que cette particularité soit un caractère distinctif propre aux Aptérygotes.

Tout comme chez les Collemboles, nous avons constaté que

le nerf tégumentaire se rend dans une masse d'hypoderme que Denis nomme « hypoderme résiduel tritocéphalique » : ce résidu marque, sans doute, la place de l'appendice intercalaire absent, au moins chez l'adulte.

Si nous comparons le mode d'innervation des antenno-moteurs de *Dilta* à celui des Collemboles décrit par Denis, nous constatons que *Dilta* se rapproche plutôt d'*Anurida* que d'*Onychiurus*, type plus évolué. En effet, tandis que chez *Anurida* tous les antenno-moteurs sont innervés par le nerf tritocérébral, un seul l'est chez *Onychiurus* où tous reçoivent un nerf d'origine deutocérébrale.

d) *Le nerf tégumentaire frontal*

Un autre nerf tégumentaire (fig. 17, *N. Ta.*) naît de la partie antérieure des cornes tritocéphaliques, il se termine dans l'hypoderme situé au-dessus du pied du tentorium antérieur.

Représente-t-il le nerf labral tritocéphalique des Ptérygotes ? Correspond-il au nerf *z* d'*Anurida* que Denis pense pouvoir attribuer — mais avec des réserves — au deutocérébron ? Nous n'avons aucune donnée qui nous permette de choisir.

e) *Le* nervus connectivus

Nous avons noté, chez *Dilta littoralis*, un nerf impair qui part de la face antérieure du cerveau et se rend dans le ganglion frontal (fig. 17 et 18, *N. C.*).

Il était connu chez les Orthoptères depuis Bretschneider (1914), il a été trouvé chez les Odonates par Baldus (1924) qui l'a nommé *nervus connectivus*, par Holmgren (1909) chez les Termites (cités par Denis). Il manque aux Collemboles (Denis, 1928).

Si ce nerf était protocéphalique, il justifierait la théorie de Janet qui admet que le ganglion frontal appartient à un neuromère antérieur au protocéphalon. Malheureusement, on est peu fixé sur la nature des centres qui lui donnent naissance, et *Dilta* ne nous apprend rien à ce propos.

Nous dirons cependant que ce nerf, présent chez les Ptérygotes, ne représente nullement les racines frontales de l'anneau oral d'*Anurida* — question que s'était posée Denis devant l'absence de ce nerf chez les Collemboles —, parce que chez

Dilta nous avons été en mesure de retrouver l'anneau oral d'*Anurida* avec ses racines dorsales tritocéphaliques en même temps que le *nervus connectivus*.

F. — L'hypopharynx

L'hypopharynx des *Machilidae* a été maintes fois décrit : Oudemans (1887), Carpenter (1903, 1913, 1916), Börner (1904, 1914), Evans (1921), Snodgrass (1935).

On trouvera dans la thèse de Denis (1928) un exposé de la question de l'hypopharynx qui, d'après lui, est « une des plus importantes qu'on puisse se poser en morphologie d'Arthropodes » (p. 255).

Chez les *Machilidae* (fig. 24), il est formé par :

1° Une saillie médiane, poche aplatie, au-dessus du labium, et qui constitue le plancher de la cavité orale. C'est la lingua, pour employer la terminologie de Crampton;

2° En arrière, la face postéro-latérale de la lingua porte deux poches, dont nous avons étudié les rapports, et nommées superlingues *(S.)* (Folsom et Denis);

3° La lingua est soutenue par une paire de tiges : les fulcres *(F.)* (Denis), incorporés aux sclérites latéraux du tentorium postérieur. Les fulcres sont des dérivés sternaux du segment maxillopodique (Folsom, Börner, Denis).

Chez les Collemboles, Denis (1928) a montré que les fulcres hypopharyngiens unissent la lingua au tentorium postérieur et au cardo maxillaire. Chez *D. littoralis,* nous avons vu que fulcres, sclérites latéraux, crête médiane et *transversarium,* solidaires, forment une lame, et que l'extrémité du *transversarium* entre seule en relation avec le cardo maxillaire. Le tentorium postérieur est plus étendu que celui des Collemboles.

La lingua possède deux gros nerfs qui partent de la masse sous-œsophagienne. Ces nerfs sont sans doute de nature mandibulaire comme le pense M^lle^ Vassal (1938) pour la larve de l'Ephémère *Cloeon dipterum.*

La lingua des Collemboles porte les mandibules et les maxilles; on doit la considérer (Denis) comme représentant « au moins les sternites des métamères maxillaire et mandibulaire » (p. 16). Ce fait est particulièrement net chez *Anurida.* A la dissection de la tête de *Dilta,* il semble que les mandibules sont indépendantes de la lingua. Ce n'est là qu'une illusion.

En effet, on est obligé d'arracher, soit en séparant les mandibules, soit en enlevant le clypéo-front, la portion qui unit, en avant, les mandibules et que nous retrouvons sur les coupes (fig. 8). C'est la plaque *P.* donnant attache aux tendons *t.* de l'adducteur mandibulaire *I*, plaque sternale, en position infra-orale, dépendance de la lame supérieure de la lingua. *I.* est un muscle sterno-mandibulaire, comme chez *Anurida*, et jouant le rôle des muscles *IV* et *V* de ce Collembole où ils partent de la portion mandibulaire de la lingua. Notons que, chez *Onychiurus*, ils ont perdu leur insertion sur la dépendance de la lingua.

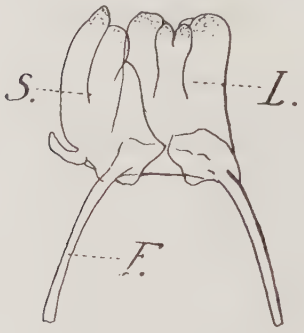


Fig. 24. — L'hypopharynx isolé. La superlingue droite est enlevée.

L., lingua. — *S.*, superlingue. — *F.*, fulcre.

Les superlingues d'*Anurida* possèdent une paire de muscles naissant sur le tentorium antérieur et constituant un paquet (le paquet antérieur de Denis) avec les dilatateurs ventraux du pharynx. La paire superlinguale passe au-dessous de la lame fibreuse postérieure *(b.)* tandis que les autres dilatateurs passent au-dessus. Les muscles superlinguaux se retrouvent chez *Onychiurus*. Les superlingues de *Dilta* n'ont pas de musculature propre, c'est aussi le cas pour celles de la larve de *Cloeon dipterum* (M[lle] Vassal, 1938) où elles sont tout aussi bien développées. Chez *Dilta*, elles sont innervées chacune par un nerf qui naît sur le collier. Mais nous devons faire remarquer que les nerfs superlinguaux ne se rencontrent pas sur toutes les coupes, ou tout au moins qu'il est impossible de les apercevoir, même sur des insectes bien fixés. Dans d'autres cas, leur présence ne fait aucun doute, ils se perdent dans l'hypoderme rétracté de l'organe.

Carpenter (1903) l'a déjà noté, les superlingues des *Machilidae* ressemblent à des appendices (présence d'un lobe externe, d'un lobe interne et d'un palpe rudimentaire). Devons-nous en faire de véritables appendices ayant perdu leur musculature chez certains Aptérygotes (tous les *Machilidae* ?) et chez quelques Ptérygotes primitifs (Ephémères) ? Nous ne pouvons nous prononcer.

Leur innervation n'est certainement pas tritocérébrale et nous ne saurions considérer les superlingues comme des appendices intercalaires (théorie de Hirschler et Holmgren), car, ainsi que le fait remarquer M^lle^ Vassal (1938), à propos de la larve de *Cloeon,* si leur innervation était tritocérébrale, il nous faudrait admettre que des portions du métamère tritocéphalique passent en position infra-orale et que la bouche s'est creusée dans le métamère précité puisque les nerfs des tentorio-stomodéaux seraient aussi de nature tritocérébrale. Si l'innervation des superlingues était mandibulaire, elles ne seraient qu'une dépendance des mandibules, elles n'auraient donc, d'après les partisans de la théorie classique, aucune valeur appendiculaire. Denis (1928, 1938), en se basant sur la musculature et l'innervation des superlingues des Collemboles, a exposé les critiques que l'on pouvait adresser à cette dernière théorie. Nous ajouterons que la naissance des nerfs superlinguaux loin des centres mandibulaires chez *Dilta* est une autre preuve de l'indépendance des superlingues et des mandibules.

Mais à quel métamère faut-il rattacher les superlingues — appendices vrais pour Denis ? Allons-nous en faire des homologues des maxillules (deuxièmes maxilles) des Crustacés, conformément à la théorie de Folsom ? Certes, si nous examinons superficiellement la tête de *Dilta,* nous pourrons constater — comme nous l'avons déjà indiqué — que les superlingues se situent, topographiquement, au-dessous des mandibules, et paraissent occuper, en effet, la place de maxillules. En fait (fig. 17), le trajet des nerfs mandibulaires, la place des nerfs superlinguaux indiquent d'une manière indubitable que c'est un phénomène secondaire, dont nous avons déjà trouvé des traces, qui a amené les mandibules au-dessus des superlingues. D'ailleurs, les travaux de Folsom sur le développement de la tête d'*Anurida* montrent que les ébauches des superlingues sont d'abord prémandibulaires et passent ensuite en position post-mandibulaire.

Nous sommes, pour notre part, tout disposé à incorporer les superlingues au métamère superlingual de Denis, métamère situé entre le tritocérébral *(s. s.)* et le mandibulaire. A ce métamère, infra-oral, correspondent des centres superlinguaux situés aux deux bouts de la commissure sous-œsophagienne et dont nous avons déjà parlé.

Si nous voulons homologuer les appendices céphaliques des Insectes avec ceux des Crustacés nous obtenons, en ne prenant pas en ligne de compte le labium dont la valeur morphologique est obscure chez les Aptérygotes, les résultats exprimés dans le tableau suivant :

INSECTES	CRUSTACÉS
1° Segment *préantennulaire*. Son neuromère est incorporé au protocérébron.	
2° Segment *antennulaire* ou *deutocéphalique* dont dépend l'antenne. Improprement nommé antennaire	Antennule.
3° Segment *tritocéphalique (s. s.)* dont il reste, chez *Dilta* et les Collemboles, un amas hypodermique dans lequel se rend un nerf tégumentaire. Il donne le nerf moteur de l'antenne, les racines dorsales de l'anneau oral d'*Anurida* et les racines labro-frontales de *Dilta* et des Ptérygotes	Antenne.
4° Segment *superlingual* dont dépendent les superlingues, premiers appendices infra-oraux. Il donne les racines ventrales de l'anneau oral d'*Anurida* et des autres insectes pourvus de ganglions épipharyngiens..	Mandibule.
5° Segment *mandibulaire*	1re maxille.
6° Segment *maxillaire*	2e maxille.

Comme on le voit, ces résultats diffèrent totalement de ceux auxquels arrive Silvestri (1932) à propos de *Japyx major*. Il ne reconnaît pas une valeur appendiculaire aux superlingues. Il homologue les antennules des Crustacés au labre des Insectes. Les antennes des Crustacés et celles des Insectes dépendraient du même segment. Il en déduit que le segment tritocéphalique des Insectes porte les mandibules chez les Crustacés, ce que nous ne pouvons admettre car nous avons vu que, chez les Insectes, le nerf moteur antennaire est tritocéphalique.

G. — Les muscles chiasmatiques

Chez le Collembole *Onychiurus,* à bouche broyeuse, Denis (1928) trouve quatre paires de rotateurs qui vont s'insérer sur un tendon commun à la base de la mandibule, disposition analogue à celle que nous avons signalée pour *Dilta;* deux rotateurs sont nettement chiasmatiques, un autre l'est en partie. Les adducteurs tentorio-mandibulaires de *Tomocerus* nous intéressent tout particulièrement. Ils forment deux faisceaux superposés, l'un a ses fibres qui prennent attache « sur une crête longitudinale ventrale du corps tentorial », l'autre est « fait de muscles allant au bord latéral du dit corps ». Denis poursuit : « Folsom et Hoffmann ont remarqué l'attache un peu particulière de certains *adductores tentorici* du groupe ventral. Chez eux, une certaine quantité de fibres ventrales passent directement d'un côté de la tête à l'autre, sans s'attacher sur la crête longitudinale médiane ventrale du corps tentorial. S'agit-il de la perte d'une insertion normale sur la dite crête — condition persistante pour les fibres les plus dorsales du groupe — ou bien faut-il voir là une sorte d'entrecroisement analogue à celui que subissent les muscles tergo-appendiculaires ? » (p. 158.) Chez *Dilta,* les tentorio-mandibulaires présentent quelque chose de semblable, mais les fibres ventrales s'insèrent sur la lame tentoriale opposée au lieu d'aller de l'autre côté de la tête, elles s'entrecroisent avec leurs partenaires, comme s'entrecroisent les tendons des sterno-mandibulaires. Les adducteurs tentoriaux sont donc capables de présenter des chiasmas comme les tergo-appendiculaires.

Chez *Dilta,* le muscle tergal mandibulaire (*T. M.*, fig. 8), qui s'insère sur l'apodème du bord inférieur de la mandibule, représente les quatre faisceaux d'*Onychiurus* et les rotateurs de *Tomocerus;* nous avons vu qu'une partie seulement de ses fibres étaient chiasmatiques. En plus, nous avons noté l'entrecroisement du sterno-mandibulaire et la disposition particulière du muscle hémichiasmatique tentorio-mandibulaire. La richesse de la mandibule de *Dilta* en muscles chiasmatiques est à retenir. Verhoeff n'en signale aucun chez les *Machilidae* étudiés par lui, ce qui ne nous étonne pas étant donné la méthode employée par l'auteur.

Dans son travail, Denis (1928) fait une revue de nos con-

naissances sur les muscles chiasmatiques dans la tête des Insectes. Ils ne sont pas très connus. Parmi les Ptérygotes, ils ont été signalés aux mandibules de *Grylloblatta (Ishiana) notabilis* Silb. par Silvestri (1927). Denis pense qu'il est possible d'en rencontrer parmi d'autres Ptérygotes. Chez les Aptérygotes, ils ont été vus chez *Lepisma* (Nassonow, 1887; Silvestri, 1927), chez *Campodea* (Nassonow), chez les Collemboles *(Onychiurus)* (Denis, 1928).

Denis croit que « l'entrecroisement n'est pas obligatoire chez les types à fortes mandibules » (p. 115), car il manque sans doute à la grande majorité des Ptérygotes et il est présent chez *Campodea* dont les mandibules sont faibles.

Nous sommes bien de son avis, d'autant plus que l'étude de l'anatomie de la tête de *Dilta littoralis* nous montre que les muscles chiasmatiques ne sont pas spéciaux au métamère mandibulaire; nous en avons, en effet, découvert parmi les muscles antennaires et nous savons que les tentorio-stomodéaux sont chiasmatiques. A propos de ces derniers, pour expliquer leur manière d'être, nous ne pouvons faire intervenir la nécessité du renforcement de leur action sur un appendice par le report de leur attache au delà du plan médian du corps.

La présence des muscles chiasmatiques n'indique pas pour Denis une condition primitive, elle résulterait d'un phénomène secondaire car *Anurida* — considéré comme primitif parmi les Collemboles — n'en possède point. Ainsi donc, *Dilta* occuperait — en considérant ce point de vue seul — une place élevée dans la phylogénèse des Insectes, place que bien d'autres caractères ne permettent pas de lui assigner.

H. — Le tentorium

Les deux parties qui le composent n'ont aucun lien entre elles, comme Börner l'avait reconnu (1904).

Nous devons admettre actuellement que le tentorium des Insectes est constitué par l'union des plaques endophragmatiques intersegmentales de la tête.

Avec Denis, « notons comme suit les faces de chaque endophragme primitif : *T :* tritocéphalique; *S :* superlinguale; *M :* mandibulaire; *Mx :* maxillaire; *L :* labiale.

« Les endophragmes primitifs, au stade acrosternite invaginé, seront représentés par la notation :

T S *S M* *M Mx* *Mx L*

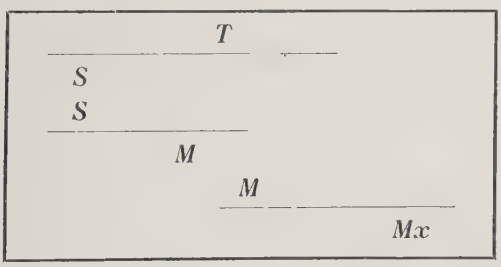
les directions de ces formations étant sensiblement normales à la surface ventrale du corps. Mais par suite de la transformation des appendices en gnathes, orientés d'arrière en avant, nos endophragmes deviennent sensiblement parallèles au tube digestif, en même temps qu'ils se superposent comme suit :

$$\frac{T}{S} \qquad \frac{S}{M} \qquad \frac{M}{Mx} \qquad \frac{Mx}{L}$$

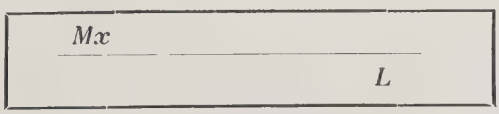
et par condensation du corps tentorial, ces endophragmes s'unissent entre eux. » (p. 202.)

Sans doute aucun insecte actuel ne présente cette disposition typique parce que les endophragmes subissent des déplacements secondaires. Chez *Dilta,* ils s'étirent dans le sens antéro-postérieur. Indiquons que la face inférieure (postérieure) du tentorium postérieur donne attache, sur les sclérites latéraux, aux forts muscles longitudinaux thoraciques, preuve que les sclérites latéraux *(p. p.)* appartiennent à l'endophragme labial.

Le tentorium de *Dilta* se dispose comme suit :



1



2

Le cadre *1* représente le tentorium antérieur, *Mx* étant reporté très en arrière, le cadre *2* le tentorium postérieur.

La superposition des endophragmes a conservé une condi-

tion très voisine du type idéal dant les Collemboles s'écartent notablement, surtout *Anurida* (Denis).

Remarquons, pour terminer, que l'indépendance de l'endophragme *Mx/L* ne doit pas nous étonner, car chez *Onychiurus* (Denis) nous le voyons au même niveau que *T/S*.

XIV. — RÉSUMÉ

1° La présence chez *D. littoralis* des muscles tentorio-oculaires (seulement connus chez *Anurida* avant nos recherches) et des muscles suspenseurs du tentorium antérieur, leur innervation indubitablement protocérébrale *(s. l.)* nous ont fait admettre, dans la constitution de la tête, la participation d'un métamère préantennulaire pourvu de centres nerveux mal individualisés et de formations mésodermiques ayant donné naissance aux muscles. Nous rappelons que Denis conclut — lui aussi — à l'existence d'un tel métamère chez *Anurida*. Sa présence caractérise — au moins dans l'état actuel de nos connaissances — les Aptérygotes.

2° Nous ne pouvons comprendre la topographie du système nerveux de *Dilta*, et la comparer à celle des Collemboles d'une part et des Ptérygotes d'autre part, sans faire appel au métamère superlingual défini par Denis. A ce métamère appartiennent les nerfs des superlingues, les muscles tentorio-stomodéaux et les racines ventrales de l'anneau oral, anneau comparable à celui d'*Anurida* et parfaitement identifiable chez *Dilta* grâce à la présence des ganglions épipharyngiens.

La bouche de l'adulte s'ouvre entre le métamère tritocérébral et le superlingual.

Nous devons donc, avec Denis, concevoir la tête des Insectes comme formée par les métamères suivants :

a) Métamères supra-oraux :

Préantennulaire,

Deutocéphalique ou *antennulaire* (nommé parfois antennaire),

Tritocéphalique (s. s.), représentant le métamère antennaire des Crustacés. Son neuromère innerve tous les antennomoteurs de *Dilta*. Il donne un nerf (le labro-frontal) unissant le ganglion frontal au cerveau (chez *Dilta* comme chez les Ptérygotes) et que nous avons assimilé au nerf *y* d'*Anurida*, en régression selon Denis, plutôt en ébauche selon nous. Ce

nerf et son symétrique forment les racines dorsales de l'anneau oral.

La présence du *nervus connectivus* chez *Dilta,* en même temps que celle d'un nerf tritocéphalique (le labro-frontal) unissant le ganglion frontal au cerveau, prouve que le *nervus connectivus,* chez les Ptérygotes, ne peut pas représenter les racines dorsales de l'anneau oral, comme nous serions tentés de le supposer si les nerfs *y* d'*Anurida* étaient en voie de disparition.

b) Métamères infra-oraux :
Superlingual,
Mandibulaire,
Maxillaire,
Labial.

Les centres nerveux du métamère superlingual fournissent, chez *Dilta,* un nerf les reliant aux ganglions épipharyngiens et qui, selon nous, se juxtapose à la racine du nerf labro-frontal tritocéphalique. Ce nerf et son symétrique représentent les racines ventrales de l'anneau oral. Nous avons été amené à considérer comme une formation double la racine du nerf labro-frontal des *Machilidae* et des Ptérygotes pourvus de ganglions épipharyngiens, racine qui serait faite de l'union des deux racines (ventrale et dorsale) de l'anneau oral d'*Anurida.*

3° L'union des deux racines de l'anneau oral, corrélative du rapprochement des centres superlinguaux (ou rostraux) du cerveau, amène la lame antérieure d'*Anurida* (lame unissant les deux nerfs hypopharyngiens) immédiatement au-dessous de l'œsophage, pour former la soi-disant « commissure tritocérébrale » des auteurs, reconnue chez tous les Ptérygotes. Il s'agit sans doute d'une vraie commissure unissant les ganglions superlinguaux, mais non les ganglions tritocérébraux. Ces derniers sont en position supra-orale et se comportent comme les centres qui les précèdent. Ainsi *Dilta* apporte une preuve à la théorie de Denis que l'auteur avait basée sur des considérations plutôt théoriques.

4° Les superlingues de *Dilta,* qui ont gardé leurs nerfs, ont perdu leur musculature, qui existe chez les Collemboles. Ce Machilide présente, à ce point de vue, un stade d'évolution comparable à celui des larves d'Ephémères et se rapproche des Ptérygotes.

5° Nous avons noté la richesse de la tête de *Dilta* en muscles

chiasmatiques. Richesse qui l'éloigne sensiblement des Collemboles considérés comme primitifs *(Anurida)*.

6° Le tentorium de *Dilta* se rapproche plus du type idéal que celui des Collemboles.

7° On voit donc que l'étude de l'anatomie de la tête de *Dilta littoralis* nous révèle que ce Machilide possède un curieux assemblage de caractères primitifs et de caractères des Ptérygotes. Les plus importants des caractères primitifs, déterminés d'après ceux connus chez *Anurida*, sont : présence d'un métamère préantennulaire, anneau oral bien caractérisé avec ganglions épipharyngiens, structure du système nerveux acronal. Les caractères de Ptérygote relevés sont : présence d'un nerf labro-frontal tritocéphalique, d'un *nervus connectivus*, de muscles chiasmatiques ? et de la commissure transverse sous-œsophagienne.

Nous ne tirerons aucune conclusion de ces faits pour placer *Dilta littoralis* sur un rameau quelconque de la phylogénèse des Insectes primitifs, car nous connaissons mal l'anatomie des Thysanoures en général. Ce serait d'ailleurs tâche difficile, car nous ne saurions choisir parmi ce mélange de caractères quels sont les primordiaux.

CHAPITRE II

LE THORAX ET SA MUSCULATURE CHEZ « DILTA LITTORALIS »

Nous avons principalement porté notre attention sur la musculature des flancs du thorax, celle qui est en relation avec l'articulation de la patte. Chez les porteurs d'ailes, l'anatomie de cette région est assez bien connue. La présence d'ailes nécessite des points d'appui fournis par les parties supérieures des pleures, plus ou moins développées, et des muscles alaires puissants. Il en résulte une constitution particulière des segments méso- et métathoracique, constitution que l'on peut retrouver, mais à des degrés moindres, sur le prothorax.

Nous ne savons pratiquement rien de ces mêmes segments chez les Aptérygotes.

Nous avons abordé l'étude du thorax de *Dilta littoralis* après nous être posé les questions suivantes :

Par quoi sont constituées les pleures thoraciques de ces Insectes ? Ne pouvons-nous pas, dans le thorax, homologuer certains muscles avec les muscles alaires des Ptérygotes ?

I. — NOMENCLATURE DES MUSCLES THORACIQUES

Nous adopterons les principes de nomenclature définis par Carpentier (1923). Cet auteur nomme les muscles « en s'inspirant de la nature des sclérites auxquels adhèrent leurs deux extrémités ». Les noms des muscles sont composés de deux parties, la première rappelle le sclérite correspondant au *punctum mobile,* c'est sur cette pièce que se fait l'insertion, la deuxième correspond au *punctum fixum* qui donne naissance au muscle, nous dirons parfois avec Carpentier qu'il y prend

attache. Pour notre part, nous devrons adjoindre un qualificatif pour indiquer la position relative de quelques muscles, car les sclérites ne sont pratiquement pas définis sur les pleures, encore moins sur le tergum, qui est constitué par une plaque continue sur laquelle aucune saillie intérieure ne limite les surfaces d'attache des muscles.

Typiquement, les pattes des Insectes sont constituées par six segments : coxa, trochanter, fémur, tibia, tarse et prétarse. La coxa qui s'articule avec les sclérites pleuraux au moyen d'un ou de deux condyles est très développée chez les *Machilidae*. Une subcoxa peut être présente ainsi que nous le verrons par la suite.

Nous n'étudierons que les muscles agissant sur la coxa et le trochanter. On trouvera dans le travail d'Ewing (1928) une étude des muscles de la patte de *Machilis* (sans nom d'espèce). Nous avons reconnu les mêmes muscles que l'auteur américain.

Nous nous limiterons au prothorax et au mésothorax, car la musculature métathoracique rappelle celle du mésothorax.

Nous avons établi des schémas — dessinés d'après des séries de coupes — pour chaque segment, en n'accordant pas toujours aux muscles la grosseur relative qu'ils ont réellement; nous avons plutôt indiqué les rapports. Les reconstitutions exactes rendent les dessins peu lisibles.

II. — LA MUSCULATURE DES FLANCS DU MÉSOTHORAX

Une coupe passant approximativement par le grand axe de la coxa (fig. 26) nous montre que l'articulation de la patte mésothoracique ne se fait pas sur la coxa, mais sur un sclérite qui est la subcoxa *(S. C.)*.

Le feuillet réfléchi et le feuillet direct du notum forment l'expansion latérale du notum. Au niveau de la partie supérieure de la patte, le feuillet réfléchi donne intérieurement un apodème, à parois épaisses *(AP. SC.)*, qui se prolonge en arrière par une apophyse crochue, libre, que nous nommerons apophyse subcoxale (voir dessin d'ensemble fig. 25 et fig. 27). Au-dessous de l'apodème, la paroi subcoxale devient plus mince et va rejoindre l'apodème coxal *(AP. CX.)* qui marque la limite supérieure de la coxa.

Intérieurement, proche du plan médian du corps, la portion subcoxale est plus étendue; elle forme une plaque à doubles parois qui recouvre la moitié latérale du sternum et se joint à lui, assez haut, dans une zone notée *A.* (fig. 26).

Sur la figure 25, nous voyons que l'apodème subcoxal s'étend

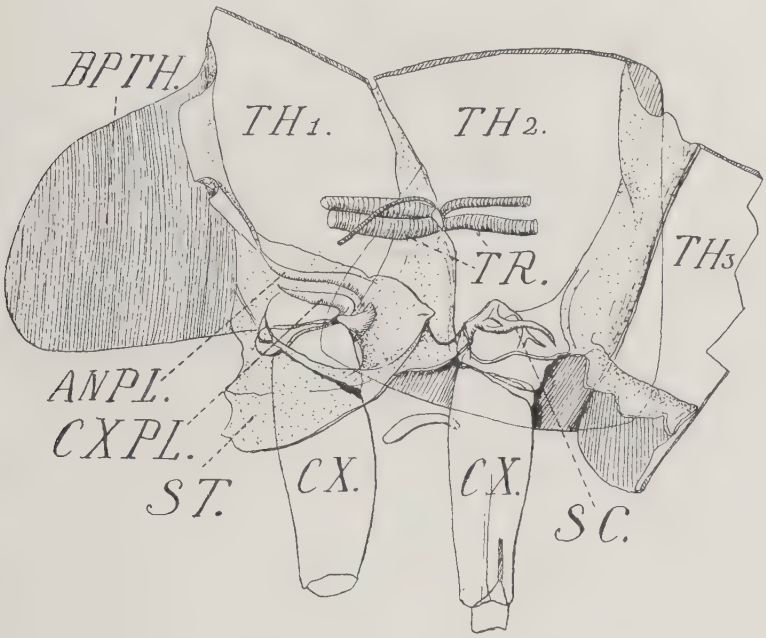


Fig. 25. — Les parties latérales du squelette des deux premiers segments thoraciques.

TH 1., *TH 2.*, *TH 3.*, pro-, méso- et métathorax. — *SC.*, subcoxa mésothoracique et son apodème. — *CX.*, coxae, la coxa mésothoracique porte le stylet. — *BPTH.*, bouclier prothoracique. — *ANPL.*, sclérite anapleural ou eupleural du prothorax. — *CXPL.*, sclérite coxopleural. — *ST.*, sternum.

sur toute la portion latérale externe de l'ouverture de la patte.

Dans le plan où s'individualise l'apophyse (fig. 28), le feuillet réfléchi *(F. R.)* porte un épaississement cuticulaire auquel correspond un autre épaississement sur la subcoxa; c'est en cet endroit que se fait l'articulation *(A. R.)* de la patte.

L'apodème coxal forme un anneau continu autour de l'ouverture de la coxa.

MUSCULATURE (fig. 27)

Muscle subcoxo-notal externe (SC. NT. E.). — A section ovale, il s'insère sur la cuticule épaissie dans la partie antéro-

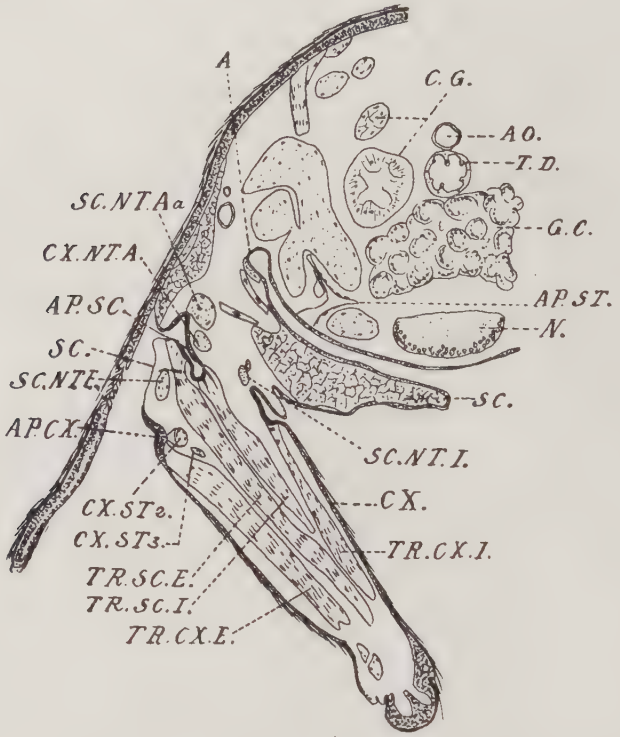


FIG. 26. — Portion de la coupe transversale passant par la coxa mésothoracique.

C. G., cœcums gastriques. — *AO.*, aorte. — *T. D.*, tube digestif. — *G. C.*, glande céphalique. — *AP. ST.*, apophyse sternale. — *N.*, chaîne nerveuse. — *SC.*, subcoxa. — *CX.*, coxa. — *A.*, limite entre la subcoxa et le sternum. — Les muscles sont notés comme dans la figure suivante.
Femelle. — Fix. DUBOSCQ-BRASIL — Col. hématéine, picro-ponceau. — G. 60 x 3/4.

externe de la subcoxa *(S. C.)*, au-dessus de l'apodème coxal *(AP. C. X.)*. Il se dirige vers l'arrière, passe sous le condyle articulaire et prend attache sur le notum.

Muscle subcoxo-notal interne (SC. NT. I.). — Il s'insère sur

le bord interne de l'ouverture de la patte, au-dessus de l'apodème coxal, sur une crête déterminée par le repli de la paroi subcoxale vers le plan médian du corps.

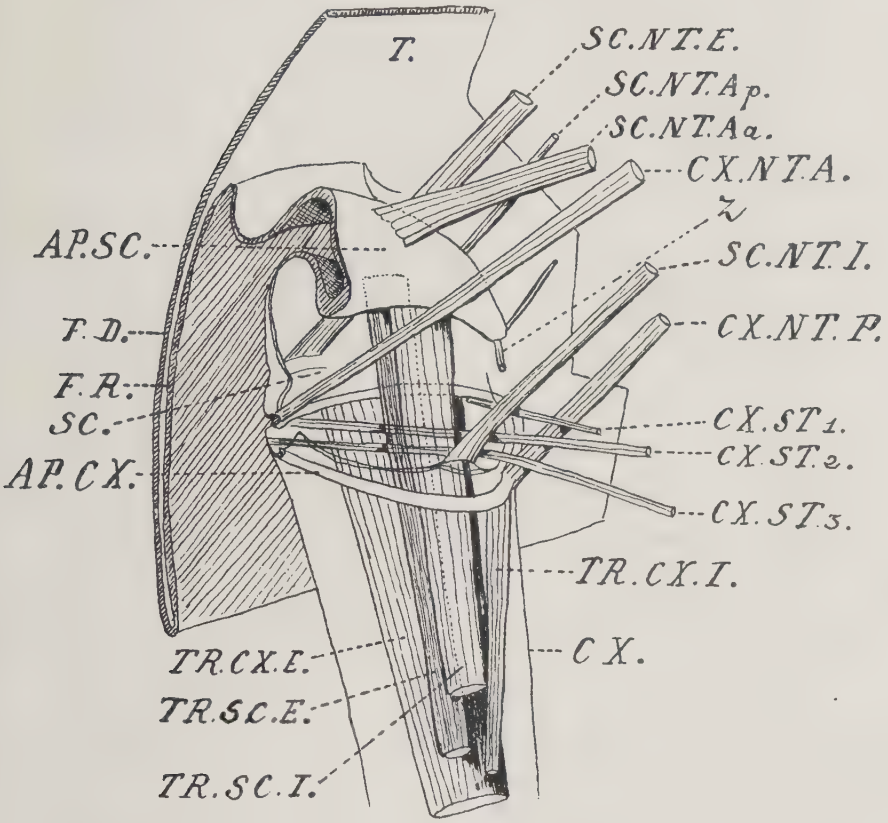


Fig. 27. — Schéma de la musculature des flancs du mésothorax.

CX., coxa. — *T.*, tergum. — *F. D.*, feuillet direct du tergum. — *F. R.*, feuillet réfléchi du tergum. — *SC.*, subcoxa. — *AP. SC.*, apodème subcoxal. — *AP. CX.*, apodème coxal.
Pour la notation des muscles, voir le texte.

Muscle subcoxo-notal apophysaire antérieur (SC. NT. Aa.). — Muscle puissant, qui s'insère au sommet de l'apophyse subcoxale.

Muscle subcoxo-notal apophysaire postérieur (SC. NT. Ap.).

— Muscle grêle, qui se dirige vers l'extérieur et prend insertion sur l'apophyse, peu après le condyle articulaire.

Muscles suspenseurs de l'extrémité de l'apophyse. — Ce sont deux filets musculaires qui s'insèrent à l'extrémité de l'apophyse, ils prennent naissance, l'un sur le notum, l'autre *(z.)* sur le sternum.

Muscle coxo-notal antérieur (CX. NT. A.). — Il s'insère sur la partie antérieure de l'apodème coxal, longe l'apophyse subcoxale sur une certaine longueur et se rend au notum.

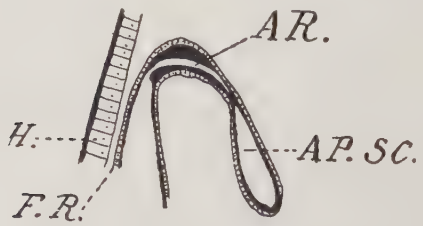


Fig. 28. — Schéma d'une portion de coupe passant par l'articulation de la patte mésothoracique, un peu plus en arrière l'apodème subcoxal s'individualise.

AP. SC., apodème subcoxal. — *AR.*, articulation. — *H.*, feuillet direct du tergum. — *F. R.*, feuillet réfléchi.

Muscle coxo-notal postérieur (CX. NT. P.) — Il s'insère à la partie postérieure de l'apodème coxal.

Muscles coxo-sternaux (CX. ST. 1, 2 et *3) :*

CX. ST. 3 s'insère antérieurement, au-dessous de l'apodème, sur la paroi coxale;

CX. ST. 2 s'insère sur l'apodème un peu en arrière de *CX. NT. A.;*

CX. ST. 1 s'insère très en arrière.

La coxa est parcourue dans toute sa longueur par quatre muscles longs, bien développés, qui agissent sur le trochanter; ces muscles sont :

Muscle trochantéro-coxal externe (TR. CX. E.). — C'est un muscle épais et très large qui couvre toute la paroi externe de la coxa. Il naît sur la face inférieure de l'apodème coxal.

Muscle trochantéro-coxal interne (TR. CX. I.). — Beaucoup plus large que nous ne l'avons indiqué sur notre schéma, il naît sur l'apodème coxal et s'insère, comme les deux muscles suivants, sur un long tendon du trochanter.

Muscle trochantéro-subcoxal externe (TR. SC. E.). — Bien développé, il naît sur la lame externe de l'apodème subcoxal.

Muscle trochantéro-subcoxal interne (TR. SC. I.). — Il naît

sur la crête inférieure de l'apodème subcoxal. Ce muscle et le précédent constituent une entité physiologique.

D'après leur disposition, le mode d'action de tous ces muscles nous paraît être le suivant :

SC. NT. Aa. est l'élévateur de l'apodème subcoxal; *SC. NT. Ap.* en est l'abaisseur;

SC. NT. E. est l'abducteur de la subcoxa en même temps que de la coxa, *SC. NT. I.* est l'adducteur de la coxa;

CX. NT. A. est protracteur de la coxa et *CX. NT. P.* est un rétracteur de ce même article;

TR. CX. E. est fléchisseur du trochanter et *TR. SC. E., TR. SC. I.* et *TR. CX. I.* qui s'insèrent sur le même tendon sont des extenseurs du trochanter;

CX. ST. 2 et *CX. ST. 3* sont des rotateurs antérieurs;

CX. ST. 1 est un rotateur postérieur.

III. — LA MUSCULATURE DES FLANCS DU PROTHORAX

Nous constatons (fig. 29) qu'au niveau de l'articulation de la patte prothoracique le pronotum ne forme qu'un repli *(A.)* peu accusé; un peu plus en avant, il commence à se dessiner plus nettement pour devenir, dans la partie antérieure du prothorax, le bouclier qui, de chaque côté, cache une grande partie des portions latérales postérieures de la tête.

Sur une coupe passant par le grand axe de la coxa, nous voyons que l'articulation de la patte se fait sur la coxa et non sur la subcoxa comme dans le mésothorax. Entre le notum, dont la limite inférieure est indiquée en *A.*, et l'articulation se place une formation pleurale que nous n'avons pas trouvée au mésothorax.

Le bord externe de la coxa est marqué par un apodème, en demi-circonférence, qui, en arrière, se termine par une apophyse en forme de spatule que nous nommons : pièce post-coxale.

La pleure porte deux forts apodèmes superposés. L'inférieur (fig. 25, *CX. PL.*) s'infléchit, en arrière, vers le bas et rejoint la pièce post-coxale; au point de jonction des deux se place le condyle articulaire qui occupe ainsi une position tout à fait postérieure. L'apodème supérieur *(AN. PL.)* est plus déve-

loppé; parallèle au premier, il ne contracte aucun rapport avec les formations coxales.

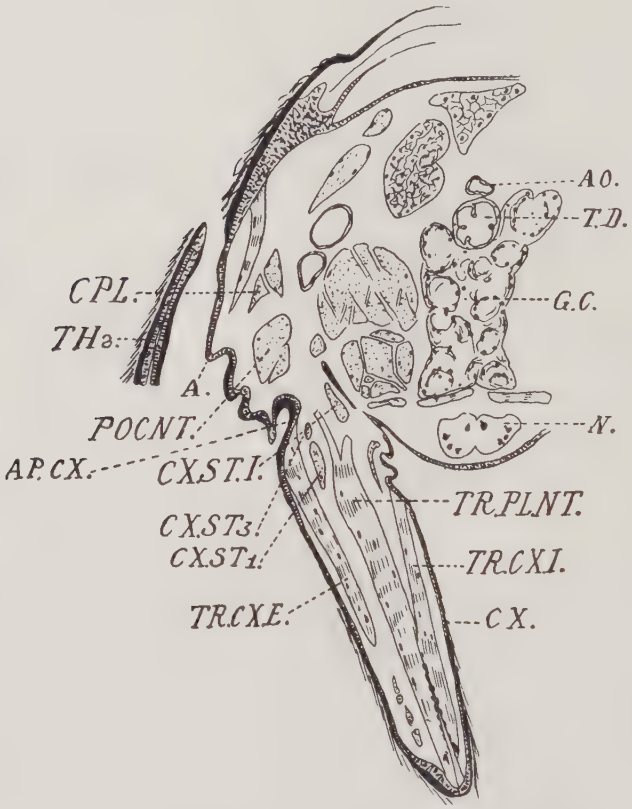


Fig. 29. — Portion de coupe transversale passant par la coxa thoracique.

AO., *T.D.*, *AP. CX.*, *G.C.*, *N.*, comme dans la figure 26. — *A.*, limite entre la pleure et le tergum. — *TH. 2.*, expansion mésothoracique recouvrant une partie du prothorax.
Pour la notation des muscles, voir le texte. — Gr. 60 x 3/4.

Musculature (fig. 30)

Muscle coxo-notal antérieur (CX. NT. A.). — Il s'agit d'un muscle puissant qui naît, en avant, sur le pronotum. Sa base est double, le pied antérieur prend assise près du bord de la membrane articulaire qui relie le prothorax à la tête.

Muscle coxo-notal extérieur (CX. NT. E.). — Il est beaucoup plus large que nous ne l'avons indiqué. Il naît de la paroi descendante du notum et s'insère à la partie supérieure de l'apodème coxal qui en cet endroit est bien développé.

A partir de ce point et en allant vers l'arrière, nous voyons les deux apodèmes pleuraux se rapprocher et ne laisser subsister entre eux qu'un sillon étroit, ce qui a pour effet de réduire la base d'insertion du muscle suivant.

Muscle apodémo-notal (AP. NT.). — Il s'insère à la partie supérieure de la crête de l'apodème *CX. PL.*

Muscle coxo-notal intérieur (CX. NT. I.). — Nous avons dû le décaler en avant; en réalité, il se trouve au même niveau que *AP. NT.;* les bases de ces deux muscles sont contiguës. *CX. NT. I.* est grêle. Il s'insère sur un pli cuticulaire, non épaissi, qui indique la limite entre la coxa et le sternum.

Muscle post-coxo-notal (POC. NT.). — C'est le plus puissant des muscles prothoraciques agissant sur la patte. Il naît fort en avant, par deux racines, sur la paroi directe de l'expansion latérale du pronotum. Il s'insère sur la pièce post-coxale. Son développement est sans doute dû au fait qu'il agit sur un bras de levier fort court.

Muscle coxo-pleural (CX. PL.). — Il est constitué par un petit nombre de fibres. Il s'insère sur l'apodème coxal extérieurement à *CX. NT. A.* Sa base est double, au niveau de celle-ci les deux apodèmes pleuraux contigus forment une crête unique que nous avons dissociée sur notre schéma. La branche inférieure du muscle *CX. PL.* s'attache sur la partie inférieure de la crête et la branche supérieure sur la partie supérieure.

Muscle coxo-mésonotal (CX. MNT.). — Le pli sur lequel s'insère ce muscle augmente considérablement de hauteur à mesure que nous allons vers la tête et il atteint sa hauteur maximum au niveau de l'insertion de *CX. MNT.* (il faut par la pensée reporter cette insertion plus haut et plus près de *CX. NT. A.*).

Le muscle coxo-mésonotal décrit un arc de cercle vers le haut, accompagne ensuite le muscle élévateur de la tête *(E. T.)* et se termine sur le mésonotum.

Muscle céphalo-pleural (C. PL.). — Il naît sur la crête occipitale, se dirige en dehors et s'insère sur la base de l'apodème pleural supérieur.

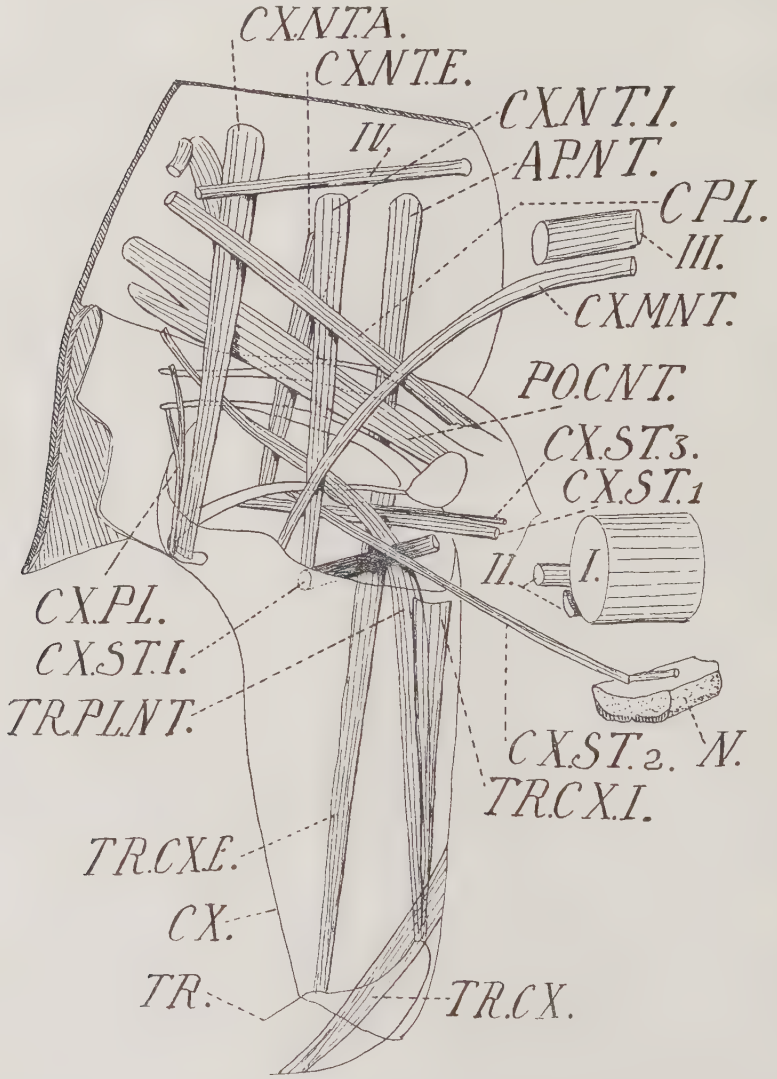


Fig. 30. — Schéma de la musculature des flancs du prothorax.

N., chaîne nerveuse.
Pour la notation des muscles, voir le texte.
Les sclérites anapleural et coxopleural, l'apodème coxal : sans notation.

Muscles coxo-sternaux externes (CX. ST. 1, 2 et *3) :*

CX. ST. 1 est le plus gros des trois, il s'insère en avant de *CX. NT. E.*, prend naissance sur l'apophyse sternale du métasternum.

CX. ST. 2 est plus grêle, il est entièrement prothoracique et rencontre son symétrique au-dessus de la chaîne nerveuse.

CX. ST. 3 est inséré en arrière des deux précédents, il naît dans le mésothorax.

Muscle coxo-sternal interne (CX. ST. I.). — Il s'insère au-dessous de *CX. NT. I.* et prend naissance sur l'apophyse sternale du mésothorax.

Muscle trochantéro-coxal externe (TR. CX. E.). — Il naît assez en arrière, sur l'apodème coxal, dans la région du condyle articulaire. Il s'insère sur la partie antérieure de l'ouverture du trochanter. Il est plus large que nous ne l'avons indiqué.

Muscle trochantéro-coxal interne (TR. CX. I.). — Il naît sur un léger épaississement cuticulaire faisant saillie dans la hanche, il s'insère sur le tendon qui prolonge la partie postérieure du bord de l'ouverture du trochanter.

Muscle trochantéro-pleuro-notal (TR. PL. NT.). — Il est très long, il s'insère sur le même tendon que le muscle précédent. Son trajet est compliqué, mais facile à suivre sur les différentes coupes car il est assez gros. Il naît en arrière de la zone d'attache de *POC. NT.*, dans la région où le feuillet réfléchi de l'expansion latérale du notum quitte le feuillet direct. Feuillet direct et feuillet réfléchi forment alors un angle à ouverture dirigée vers le centre du corps et au sommet duquel s'attache *TR. PL. NT.* Certaines fibres prennent naissance sur le pleuron, les autres sur la paroi notale.

Muscle trochantéro-coxal inférieur (TR. CX.). — Il passe dans l'ouverture trochantérienne comme l'indique notre schéma.

Le fonctionnement de tous ces muscles nous paraît être le suivant :

Agissant sur la coxa, *CX. NT. A.*, *CX. PL.*, et peut-être *CX. MN. T.* sont des protracteurs;

CX. NT. E. est un adducteur;

POC. NT. est un rétracteur;

AP. NT. est probablement un abducteur;
CX. NT. I. est un adducteur;
TR. CX. E. et *TR. CX.* sont des fléchisseurs du trochanter;
TR. PL. et *TR. CX. I.* sont des extenseurs du trochanter.

Autour du condyle pédifère, les éléments proximaux des pattes des Insectes sont susceptibles d'effectuer cinq sortes de mouvements : protraction, rétraction, adduction, abduction et rotation au moins partielle. Si nous comparons les dispositifs étudiés plus haut, nous trouvons comme muscles assurant ces divers mouvements :

	Patte mésothoracique	Patte prothoracique
Protraction	*CX. NT. A.*	*CX. NT. A.* et *CX. PL.*
Rétraction	*CX. NT. P.*	*POC. NT.*
Adduction	*SC. NT. I.*	*CX. NT. I.*
Abduction	*SC. NT. E.*	*CX. NT. E.*
Rotation	*CX. ST.*	*CX. ST.*

Pour les muscles faisant mouvoir le trochanter :

Flexion	*TR. CX. E.*	*TR. CX. E.*
Extension	*TR. SC. E.*, *TR. SC. I.*, *TR. CX. I.* et *TR. CX.* (ce dernier non indiqué sur notre schéma)	*TR. PL.*, *TR. CX. I.* et *TR. CX. IF.*

Nous remarquons que :

SC. NT. E. de la patte mésothoracique est devenu dans le prothorax un muscle coxal. Il en est de même pour *SC. NT. I.*

SC. NT. Ap. n'a pas d'homologue dans la patte prothoracique.

SC. NT. Aa. a sans doute comme homologue *AP. NT.*, qui est un muscle pleural dont le rôle ne peut être bien défini.

Alors que dans le mésothorax *TR. SC. E.* et *TR. SC. I.*, qui forment une unité physiologique, naissent sur la subcoxa, le muscle jouant le même rôle dans le prothorax *(TR. PL. NT.)* remonte sur la pleure et même, par quelques-unes de ses fibres, jusque sur la partie latérale du notum.

CX. PL. du prothorax est inconnu au mésothorax.

IV. — LA PLEURE DES INSECTES

Si nous voulons comprendre les structures que nous avons décrites plus haut, en particulier celle de la pleure prothoracique, nous devons les comparer avec celles qui ont été déjà reconnues chez d'autres insectes. Ceci nous amène à faire une revue de nos connaissances sur la constitution de la pleure des Aptérygotes et des Ptérygotes.

A. — Le pleuron des Protoures (fig. 31, *B*)

Berlèse (1909, *b*), dans sa belle monographie des Protoures, décrit les *coxae* sous la forme de grandes plaques triangulaires. Il hésite à se prononcer sur la nature de la pleure du prothorax; pour celles du méso- et du métathorax, il trouve deux sclérites allongés, demi-circulaires, disposés concentriquement au-dessus de la coxa (sa fig. 31 *B*). Le sclérite supérieur est nommé épimère et, pour Berlèse, il dériverait du tergum. L'inférieur est pour lui une subcoxa ou trochantin. Cette disposition est celle des *Acerentomidae;* l'épimère manque chez les *Eosentomidae.*

Chez *Eosentomon germanicum,* Prell (1913) décrit neuf pièces sur la pleure du méso- et du métathorax. Quatre sont dorsales, les deux postérieures sont peu distinctes du tergum, elles constituent à elles quatre la *série eupleurale* de Prell. Quatre pièces plus basses sont disposées autour de la base de la coxa et représenteraient les vraies pièces pleurales des autres Insectes. Snodgrass (1927) rappelle que Crampton (1914) a nommé l'aire correspondante, chez les Ptérygotes, l'*eupleuron* et propose de qualifier d'*eupleuraux* les sclérites qui chez *Eosentomon* et les autres Aptérygotes occupent une position analogue. La neuvième plaque est semi-circulaire, c'est le *trochantin* de Prell, elle est placée en avant et au-dessus de l'ouverture coxale, sa partie antérieure se termine en une pointe qui fournit un condyle articulaire à la coxa; sa partie supérieure est articulée à la fois avec le bord supérieur de la coxa et avec une pièce eupleurale située au-dessus et que Prell nomme *prétrochantin.* Les plaques de la série eupleurale pourraient être homologuées, d'après Prell

(1913) et Tuxen (1931), à l'épimère et à l'épisterne des Ptérygotes.

Ewing (1928), chez *Acerentomon,* retrouve sur la pleure les deux sclérites de Berlèse (subcoxa ou trochantin + épimère), mais il leur donne une autre signification. Défenseur de la théorie subcoxale du pleuron, théorie dont nous parlerons longuement, il considère l'ensemble des deux sclérites comme une subcoxa ayant perdu la fonction de base primitive de la patte. Il rappelle que Berlèse ne signale aucune articulation entre trochantin et coxa, tandis que Prell décrit, sur la coxa, un condyle antéro-dorsal s'articulant avec le trochantin. Ewing reconnaît l'articulation supérieure de la coxa avec la pièce eupleurale, mais ne trouve aucune trace de l'articulation antérieure. Il n'a pas vu, chez *Acerentomon,* les pièces supplémentaires signalées par Prell chez *Eosentomon.*

Berlèse ne signale aucun muscle prenant naissance sur les sclérites pleuraux.

Constatons avec Snodgrass (1927) que cette structure s'apparente à celle des Chilopodes (*Lithobius forficatus,* Verhoeff, 1903).

B. — Le pleuron des *Japygidae*

La structure est plus simple. Arquée au-dessus de la base de la coxa se trouve une plaque qui touche au sternum en avant de l'articulation de ce dernier avec la coxa. Pour Snodgrass (1927), ce serait un trochantin. Nous ferons remarquer qu'elle est totalement indépendante de la coxa.

C. — Le pleuron des *Lepismidae* (fig. 31, *C*)

Sur le pleuron des méso- et métathorax de ces Aptérygotes, nous sommes en présence de deux plaques disposées en arc de cercle au-dessus de la base de la coxa (fig. 31, *C*). Pour Snodgrass (1927), chez *Lepisma,* la plus haute est un sclérite eupleural, elle possède un petit appendice dorsal qui donne insertion à un muscle. L'autre a la même position que le trochantin d'*Eosentomon,* mais ne possède pas d'articulation avec la coxa. Snodgrass lui donne cependant le nom de trochantin. Il dit que les mêmes sclérites pleuraux sont présents

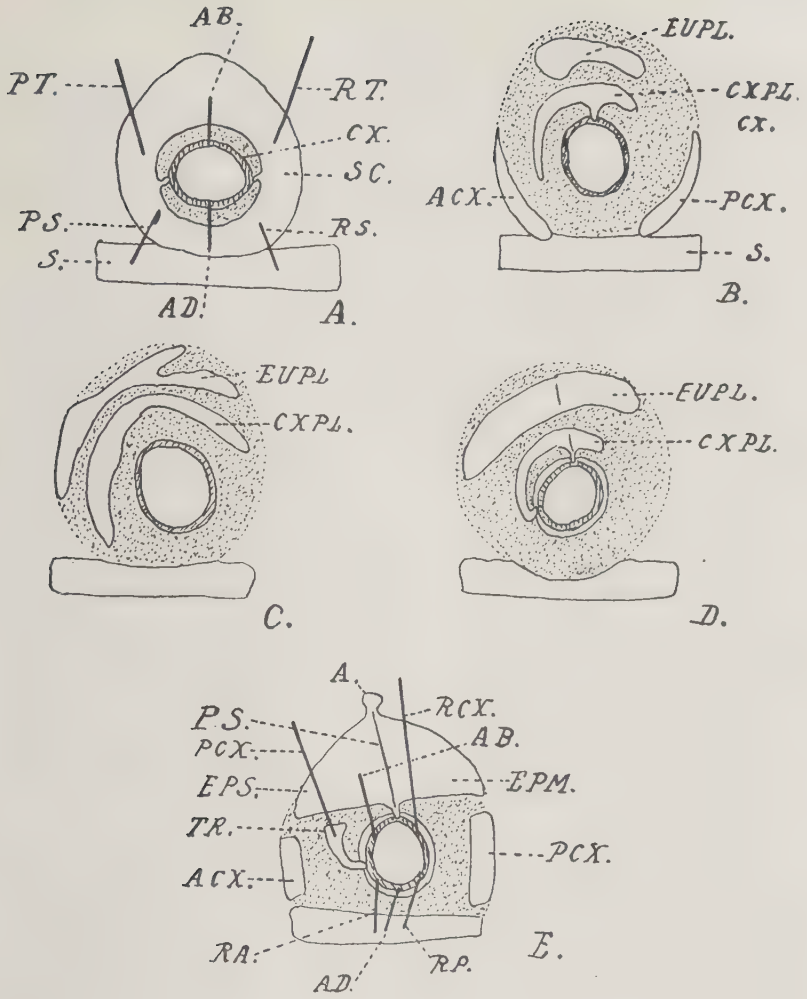


FIG. 31. — Schémas établis d'après les dessins de SNODGRASS (1927), modifiés, relatifs à la structure de la pleure chez les Insectes.

A. La subcoxa étant considérée comme la base primitive de la patte.

B. Subcoxa incorporée à la paroi pleurale du segment (cas d'*Acerentomon*).

C. Pleure de *Lepisma*.

D. Pleuron prothoracique des nymphes de Plécoptères. — *CX. PL.*, trochantin.

E. Schéma typique du pleuron des Ptérygotes.

SC., subcoxa. — *CX.*, coxa. — *EUPL.*, sclérite eupleural. — *CXPL.*, sclérite coxopleural. — *S.*, sternum. — *TR*, trochantin. — *ACX.*, sclérite antécostal. — *PCX.*, sclérite postcoxal. — *EPS.*, épisterne. — *EPM.*, épimère. — *PS.*, suture pleurale. — *A.*, articulation de l'aile.

Les traits pleins indiquent la position des muscles.

En A. *PT.*, protracteur tergal. — *PS.*, protracteur sternal. — *RT.*, rotateur tergal. — *RS.*, rétracteur sternal. — *AD.*, adducteur de la coxa. — *AB.*, abducteur de la coxa.

En E. *PCX.*, protracteur de la coxa. — *RCX.*, rétracteur de la coxa. — *RA.*, rotateur antérieur. — *RP.*, rotateur postérieur.

sur le prothorax, mais moins distincts et plus difficilement identifiables.

D. — Le pleuron des *Machilidae*

Pour Snodgrass (1927), le pleuron de *Machilis* a peu de ressemblance avec celui des autres Aptérygotes. Il n'étudie que les pleures méso- et métathoraciques qui, d'après lui, seraient constituées par une plaque triangulaire attachée à la base de la coxa et s'étendant dorsalement à la base du repli latéral du tergum. Ce sclérite est nommé trochantin (ou subcoxa) à la suite de Hansen (1893). La face triangulaire latérale de ce sclérite est déprimée par un sillon vertical, une invagination profonde qui donne un long bras interne sur lequel prend attache un muscle venant du tergum. C'est tout ce que nous apprend Snodgrass. On reconnaît dans sa description notre apodème subcoxal prolongé par l'apophyse en forme de bec crochu, et le sillon de l'apodème qui n'est pas vertical, mais plutôt horizontal.

Notre apodème subcoxal appartient pour Crampton (1926) à la série eupleurale, les aires situées en avant et en arrière de la suture externe seraient pour lui les équivalents de l'épisterne et de l'épimère des Ptérygotes.

Aucun des auteurs précédents n'a étudié la pleure prothoracique, alors qu'elle seule, nous le verrons, est une vraie pleure d'Aptérygote bien caractérisée, tandis que la base des pattes méso- et métathoracique est à un stade bien antérieur de la phylogénèse puisqu'elle est pourvue d'une subcoxa fonctionnelle, comme d'ailleurs Ewing (1928) l'avait admis avant nous.

Cependant, signalons que Verhoeff (1903) décrit sur le prothorax de *Machilis polypoda (?)* les deux sclérites dont nous avons parlé; pour lui, ils représentent les restes du « mikrothorax ».

E. — Le pleuron des Collemboles

La subcoxa serait fonctionnelle, pour Ewing (1928), chez les Collemboles. Chez *Isotoma sp.*, sur le prothorax, la subcoxa porte une division qui forme deux faux segments : « two false

segments ». Au mésothorax, le tergum plus développé qu'au prothorax atteint la subcoxa, qui porte une suture comme au prothorax. Au métathorax, la subcoxa est constituée par deux sclérites indépendants et rappelant ce que nous avons trouvé jusqu'à présent chez les Aptérygotes.

Pour Snodgrass (1927), les structures pleurales des Aptérygotes ne représentent pas des stades d'évolution vers le pleuron typique des Ptérygotes, mais plutôt des formes, sans relation phylogénétique entre elles, résultant de la désintégration d'une structure plus ancienne. Les sclérites pleuraux des Aptérygotes seraient en dégénérescence parce qu'ils n'ont aucune fonction à remplir, et Snodgrass pense sans doute à la fonction dévolue aux pleures des Ptérygotes où elles fournissent un point d'appui aux ailes.

Si nous négligeons les détails, le pleuron des Aptérygotes présente une certaine uniformité. Il est constitué par deux plaques ou deux séries de plaques supra-coxales. La supérieure représente l'*anapleurite* ou *eupleurite (EUPL.)*, l'inférieure est le *coxopleurite (CX. PL.)* fournissant une articulation dorsale à la coxa. Nous retrouvons cette structure, chez *Dilta littoralis*, non point sur le méso- et le métathorax, mais sur le prothorax.

F. — Le pleuron des Ptérygotes

C'est seulement sur le prothorax des Plécoptères (fig. 31, *D*) que nous trouvons une structure qui rappelle le schéma général relevé chez les Aptérygotes. Le sclérite dorsal anapleural est soudé au tergum du prothorax chez la nymphe de *Pteronarcys*, mais il en est séparé chez la nymphe de *Perla* (Snodgrass, 1927 et 1935). Le sclérite ventral, en arc de cercle, est situé en avant de la coxa, c'est la coxopleure (eutrochantin de Crampton) fournissant une articulation antérieure et une dorsale à la coxa. L'anapleurite est divisée en deux par une suture verticale qui détermine une zone antérieure et une postérieure appelées épisterne et épimère par les auteurs.

Chez les autres Ptérygotes, il se forme une large plaque constituant une surface d'appui aux pattes (fig. 31, *E*), et dont la partie supérieure supporte l'aile dans les segments ptérothoraciques où son développement en hauteur est corrélatif de la présence des ailes. C'est l'arc eupleural qui prédomine

comme l'indique l'étude du prothorax des nymphes de Plécoptères. Mais l'arc eupleural des Ptérygotes est-il la même chose que l'arc eupleural des Aptérygotes ? Nous aurons à discuter cela. La partie dorsale du trochantin s'incorpore à la plaque eupleurale (Crampton, 1914; Weber, 1924) en entraînant avec elle l'articulation dorsale de la coxa. Le pleuron est renforcé par un apodème qui porte l'articulation dorsale de la coxa à sa base et le condyle alifère au sommet *(A.)*. La suture externe de l'apodème pleural *(P. S.)* sépare l'épisterne *(EPS.)* de l'épimère *(EPM.)*. C'est dans la région épisternale que se serait soudée la partie dorsale du trochantin, dont la partie antéroventrale *(TR.)* demeure libre et constitue le sclérite nommé trochantin *(s. st.)*. Il est pourvu du condyle articulaire antérieur de la coxa; ce condyle, pour Ewing (1928), serait secondaire.

Quelle que soit son origine, le trochantin est un sclérite parfaitement défini pour les Ptérygotes. Il est caractérisé par le condyle pédifère antérieur et l'insertion du muscle protracteur tergal de la patte (voir fig. 31, *E. PCX.*).

Ce qu'on nomme trochantin chez les Aptérygotes échappe à cette définition et nous ne sommes pas sûrs, comme nous l'avons vu au cours de l'exposé que nous venons de faire, qu'il possède toujours un condyle l'articulant à la coxa. De plus, nous n'avons aucun renseignement sur les muscles qui pourraient le mouvoir. Aussi proposons-nous de supprimer, jusqu'à plus ample informé, ce terme de la nomenclature des Aptérygotes. Nous dirons simplement sclérite coxopleural pour désigner ce qui se trouve immédiatement au-dessus de la coxa.

V. — QUE REPRÉSENTENT LES SCLÉRITES PLEURAUX DES INSECTES ?

Snodgrass, en 1927, a publié une mise au point de cette question que nous résumons à grands traits.

On peut considérer, à l'heure actuelle, les pleures des Insectes comme dérivant d'une structure primitive, dégénérée chez les Aptérygotes — peut-être par manque d'usage — et fortement développée chez les Ptérygotes où les pleures constituent, avec le tergum et le sternum, une cage solide qui supporte les pattes et les ailes.

Hansen (1893) pense que la coxa est le deuxième segment

de la patte des Arthropodes, et que chez les Insectes le vrai segment basal est constitué uniquement par le trochantin.

Pour Heymons (1899), le trochantin ne représente qu'en partie le segment basal dont dériverait la totalité des sclérites pleuraux. Il s'appuie sur l'étude du développement des Hémiptères; chez eux, il remarque que la partie basale de l'appendice se divise en deux parties; la partie distale devient la coxa, alors que la proximale s'aplatit et forme la pleure sur laquelle s'articule la patte. Ce segment proximal est nommé subcoxa par Heymons.

Berlèse (1909, *a*) admet une tout autre origine. Pour lui, l'épimère dérive du tergum et l'épisterne du sternum.

Crampton et Hasey (1915) combattent la théorie de Heymons et prétendent que les Hémiptères ne se prêtent pas à une bonne étude du pleuron.

Pour Becker (1923 et 1924), le pleuron est un dérivé primaire de la paroi thoracique; chez les Insectes et les Chilopodes, il donnerait naissance à la coxa et au trochanter.

Snodgrass (1927) se fait l'apôtre de la théorie de Heymons et tire des conclusions que nous pourrons résumer comme suit :

Le premier segment de l'appendice est la subcoxa (fig. 31, *A. SC.*) qui s'articule avec la patte par deux condyles disposés sur une ligne horizontale. Les portions supérieure et latérales de la subcoxa deviennent les sclérites pleuraux, l'inférieure s'unit au sternum. Quand la coxa joue le rôle de base fonctionnelle de la patte, l'articulation se fait sur une ligne oblique parce qu'une pièce supracoxale, le trochantin, se détache de la subcoxa et devient indépendante en entraînant avec elle les deux condyles articulaires (cas des nymphes de Plécoptères, fig. 31, *D*). Pour Snodgrass, l'articulation de la coxa avec le sternum est secondaire.

Le reste de la subcoxa constitue le sclérite anapleural ou eupleural *(Eupl.)* qui se fragmente parfois chez les Aptérygotes (et les Chilopodes) en petites plaques. Snodgrass n'arrive pas à raccorder la structure pleurale de *Machilis* avec celle des autres Aptérygotes; le sclérite situé au-dessus de la coxa des pattes méso- et métathoracique (ce que nous avons appelé apodème subcoxal) a des homologies qui lui paraissent obscures. Il ne dit rien du prothorax qui pourtant lui aurait donné la clef du problème.

Chez les Ptérygotes, l'arc anapleural (fig. 31, *E*) se diviserait en trois parties :

1° Une plaque anapleurale supracoxale, portant la suture pleurale qui sépare l'épisterne *(EPS.)* de l'épimère *(EPM.)*;

2° Une plaque précoxale *(ACX.)*;

3° Une plaque postcoxale *(PCX.)*.

L'arc coxopleural (fig. 31, *D, CXPL.*) ou trochantinal adjoint sa partie supérieure à l'épisterne et lui apporte son condyle pédifère, qui se place à la base de l'apodème pleural (fig. 31, *E, P. S.*). La partie antérieure demeure libre, garde son condyle et devient le trochantin *(TR.)*. Dans quelques formes élevées, ce sclérite peut disparaître, la coxa s'articule alors avec le sternum.

Une telle substitution de la coxa à la subcoxa comme base fonctionnelle de la patte doit entraîner des modifications dans la disposition des muscles. Pour Snodgrass, la subcoxa devait subir des déplacements en avant et en arrière, sous l'effet de muscles protracteurs et rétracteurs. La coxa serait capable de mouvements d'adduction et d'abduction sous l'action de muscles prenant naissance sur la subcoxa. Les muscles de la subcoxa sont (fig. 31, *A*) : le protracteur tergal *(PT.)*, le protracteur sternal *(PS.)*, le rétracteur tergal *(RT.)*, le rétracteur sternal *(RS.)*. La coxa possède un adducteur *(AD.)* venant de la base de la subcoxa et un abducteur *(AB.)* naissant au sommet de la subcoxa.

Avec la disparition de la subcoxa comme base fonctionnelle du membre, les insertions des muscles de la subcoxa émigrent sur la coxa et les modifications suivantes se produisent (fig. 31, *E*) : le protracteur tergal de la subcoxa devient protracteur de la coxa *(P. CX.)*, mais s'insère sur le trochantin *(TR.)* quand celui-ci est présent ou sur la coxa quand il manque (notons que, pour Crampton, l'articulation du trochantin avec la coxa est plutôt un point d'appui qu'une articulation véritable. En fait, la coxa ne conserverait qu'un seul condyle). Le rétracteur tergal de la subcoxa devient rétracteur de la coxa *(R. CX.)*. Les protracteur et rétracteur sternaux deviennent des rotateurs *(RA. RP.)* par suite de la présence d'un condyle unique. La disparition de la partie ventrale de la subcoxa amène l'adducteur *(AD.)* à prendre naissance sur le sternum. L'abducteur *(AB.)*, par suite du déplacement vers l'avant du condyle coxal, naît sur l'épisterne. Chez tous les Insectes actuels, les abducteurs coxaux viennent

de l'épisterne sauf quand le pleuron est rudimentaire. Ainsi, d'après Snodgrass, s'expliquerait la richesse des insertions musculaires sur la coxa des Ptérygotes.

Nous ne savons pas ce qui se passe chez les Aptérygotes; aussi avons-nous jugé important de rechercher les homologies chez *Dilta littoralis* et de confronter les résultats avec la théorie d'Heymons-Snodgrass que nous appellerons théorie de Snodgrass pour simplifier.

VI. — LES PLEURES CHEZ *DILTA LITTORALIS* ET LEURS HOMOLOGIES

A. — L'innervation du muscle *CPL.* prothoracique et les nerfs intercalaires

La présence du muscle *CPL.* au prothorax (fig. 30) nous arrêtera un instant. C'est un muscle pleural, le mot pleural étant pris dans un sens purement anatomique. La vraie nature de ce muscle nous sera donnée par son mode d'innervation et cela nous amène à dire quelques mots des nerfs intercalaires.

On trouvera dans le mémoire de Denis (1928) (p. 182 et suiv.) un exposé de nos connaissances sur ces nerfs particuliers, intercalés entre les ganglions. Ils sont connus chez les Insectes et les Crustacés, ils manqueraient aux Myriapodes.

Oudemans (1887), chez *Petrobius maritimus*, fait partir du ganglion prothoracique quatre paires de nerfs, mais ne donne aucun renseignement sur le trajet des deux premières paires. Au métamère suivant ces deux paires naissent un peu en avant du ganglion. Au mésothorax, les racines des deux paires antérieures sont doubles et naissent sur le connectif.

Chez *D. littoralis* (fig. 17), du connectif unissant la masse sous-œsophagienne au ganglion prothoracique *(G. TH. 1)*, il part une paire de nerfs *(i. 1* et *i. 2)* de chaque côté. Ce sont les nerfs intercalaires, leurs racines sont presque contiguës. L'antérieur, *i 1*, naît un peu plus haut que le postérieur, *i 2*. Du ganglion partent deux paires de nerfs qui innervent les muscles des pattes.

Suivons le trajet des nerfs intercalaires. L'antérieur, *i 1*, monte rapidement; il innerve la base de la glande céphalique postérieure, puis s'insinue entre les deux muscles longitudi-

naux ventraux que nous avons notés *I* et *II* sur notre schéma (fig. 30) ; il donne une plaque motrice pour chacun de ces muscles. *I* et *II* s'insèrent sur la face ventrale des sclérites latéraux du tentorium postérieur. Le postérieur, *i 2*, se dirige latéralement, monte le long des muscles *I* et *II*, s'élève ensuite pour fournir des plaques motrices aux muscles longitudinaux dorsaux qui s'insèrent sur l'apodème occipital. Il innerve les muscles notés *III* et *IV* et le muscle *CPL*.

Ces nerfs intercalaires, « là où leur rôle est connu — écrit Denis —, desservent des formations qu'il est douteux de rapporter plutôt à la tête qu'au prothorax. Certains les considèrent comme céphaliques, d'autres semblent les attribuer au prothorax. » (p. 186.) Il y a, en effet, entre la tête et le prothorax des Insectes quelque chose dont la nature nous est actuellement inconnue : un « mikrothorax », segment particulier pour Verhoeff, partie du prothorax incorporée à la tête pour bien d'autres.

Denis (1928), en étudiant les Collemboles, a trouvé un seul nerf intercalaire chez *Anurida* et deux chez *Onychiurus*, qui valent — comme il l'a montré — le nerf unique d'*Anurida*. Chez *Onychiurus*, le nerf intercalaire antérieur — le *i 1* de *Dilta* — dessert les longitudinaux ventraux ; le postérieur — le *i 2* de *Dilta* — innerve, entre autres, au moyen d'une branche montante, les longitudinaux dorsaux, il est « exclusivement thoracique » comme chez *Dilta*.

B. — Comparaison de la pleure prothoracique de *Dilta* avec le type des Ptérygotes

Rappelons qu'au mésothorax, nous avons décrit une subcoxa fonctionnelle faisant directement suite au feuillet réfléchi du notum. Il n'y a pas de pleure. Au prothorax, la coxa s'articule sur une formation pleurale au moyen d'un condyle disposé en arrière. Il y a deux sclérites pleuraux, étroits, formant apodème, à peu près parallèles entre eux. Si nous nous reportons au schéma général indiqué pour les Aptérygotes (fig. 25), nous appellerons coxopleural le sclérite inférieur *(CX. PL.)*, le supérieur étant l'anapleural *(AN. PL.)*. Le sclérite coxopleural porte le condyle pédifère.

Ce dispositif se rapproche de celui présenté par le pleuron de *Lepisma* (fig. 31, *C*) ; mais, comme nous l'avons dit, nous

ne sommes pas sûrs que le sclérite coxopleural de *Lepisma* porte un condyle. La ressemblance est plus frappante avec le pleuron d'*Acerentomon* (fig. 31, *B*).

Le sclérite coxopleural représente-t-il un trochantin ? Assurément non puisqu'il ne porte pas de point d'articulation antérieur avec la coxa et ne donne pas insertion à un muscle auquel nous pourrions donner le nom de protracteur tergal (fig. 30).

Le sclérite anapleural (fig. 30) reçoit le muscle *CPL.*, innervé par le nerf intercalaire postérieur. Sa place est donc anormale puisqu'il devrait se trouver entre la tête et le prothorax; nous paraissons donc être autorisé à lui accorder la valeur d'un sclérite cervical ou jugulaire. Pour Berlèse (1909, *a*), les pièces jugulaires dépendent du prothorax, il précise même du protergite, nous dirions plutôt de la propleure. On se rappelle que Snodgrass cite un muscle qui s'insère sur l'anapleure de *Lepisma;* en l'absence de données plus précises, nous ne pouvons rien affirmer, mais il se pourrait que ce muscle soit le même que notre *CPL.* Nous n'avons trouvé rien d'instructif à ce sujet dans le travail d'Escherich (1905) sur les *Lepismatidae.*

En tout cas, le muscle *CPL.* et le sclérite anapleural sont comme enchâssés dans les systèmes musculaire et cuticulaire qui déterminent les mouvements de la patte.

Pour l'anatomiste, la région collaire de *Dilta* est simplement un fourreau de peau molle qui relie la tête au prothorax, sans sclérites cervicaux comme nous en trouvons chez les Orthoptères par exemple.

On ne manquera pas de nous objecter que notre interprétation du sclérite anapleural de *Dilta* est forcée, car nous ne connaissons pas la nature de l'innervation des muscles allant de la tête aux sclérites cervicaux des Orthoptères — sans doute les plus proches parents des Thysanoures, parmi les Ptérygotes. Snodgrass (1929), en particulier, décrit minutieusement les muscles du cou de *Dissosteira carolina,* mais ne parle pas de leur innervation. Cependant la place du sclérite anapleural dans le prothorax de *Dilta,* son indépendance relative, manifestée par l'innervation du muscle *CPL.,* parlent en faveur de l'homologie que nous proposons.

Ceci étant dit, tâchons de déterminer la valeur morphologique du sclérite coxopleural.

Chez les Ptérygotes, comparativement à *Dilta* et à tous les

Aptérygotes, les pleures sont plus hautes. La hauteur de la pleure thoracique est déterminée, sans aucun doute, par des nécessités d'ordre mécanique en rapport avec la présence des pattes; les ailes, apparues postérieurement, l'ont peu modifiée. Comment pouvons-nous passer de la pleure prothoracique à la pleure typique des Ptérygotes ? Simplement par une rotation du sclérite coxopleural autour du condyle. Nous verrons plus tard que cette rotation n'est pas une vue de l'esprit, car elle a eu une répercussion sur le trajet du muscle trochantéro-pleuro-notal chez les Ptérygotes. Le sclérite coxopleural de *Dilta* prend la place de l'apodème pleural des Ptérygotes; la zone située en avant devient l'épisterne, celle qui est située en arrière devient l'épimère. Le sclérite anapleural passe en avant, entre la tête et l'épisternum, il devient un sclérite cervical et conserve sa liaison musculaire avec la tête.

Ainsi donc, si les dispositifs relevés chez *Dilta* nous permettent d'admettre une origine subcoxale au pleuron (Heymons, Snodgrass), nous nous trouvons en désaccord sur les modalités d'une telle transformation. Pour nous, la pleure des Ptérygotes dérive du sclérite coxopleural et non de l'anapleure. Celle-ci devrait — dans l'hypothèse de Snodgrass — usurper le condyle pédifère qui appartient originellement à la coxopleure. Notre conception ne fait pas intervenir pareille chose.

Le trochantin des Ptérygotes, qui ne paraît pas avoir de correspondant parmi les Aptérygotes, serait bien un sclérite apparu secondairement, comme le soutiennent en particulier Crampton et Ewing.

VII. — LE PROBLÈME DU VOL CHEZ LES THYSANOURES

Nous ne sommes pas le premier à poser le problème du vol chez les Thysanoures. Grassi (1889) l'a fait bien avant nous dans ses travaux fondamentaux sur ces insectes.

Peut-on déduire de l'étude de la musculature « que les Thysanoures ont eu autrefois des ailes qu'ils ont ensuite perdues ? », demande Grassi. Aucune disposition anatomique ne lui permettant de vérifier cette hypothèse, il poursuit : « Seulement l'on peut dire que les Thysanoures, de même qu'ils sont pourvus de prolongements latéraux (des tergums) aptes à se transformer en ailes ou en branchies, sont de même

pourvus de muscles aptes à entrer au service des ailes ou des branchies. Ces muscles, qui sont les muscles sagittaux et dorso-ventraux, n'existent pas seulement dans les segments du thorax, mais aussi dans ceux de l'abdomen. Ainsi par exemple les muscles dorso-ventraux de l'abdomen de *Machilis* peuvent être comparés au fléchisseur et à l'extenseur de l'aile des Orthoptères, tels qu'ils ont été décrits par Lucks. » (p. 8.)

Nous ne discuterons pas le fait de savoir si les replis latéraux du tergum peuvent se transformer en ailes.

La connaissance des muscles alaires ayant fait de grands progrès depuis l'époque où écrivait Grassi, en particulier en ce qui concerne les Orthoptères (voir Snodgrass, 1927, 1929 et 1935), nous avons pu serrer la question de plus près et rechercher si, dans le thorax de *Dilta,* il n'y a pas de « muscles aptes à entrer au service des ailes ». Certes, les muscles indirects du vol (tergaux longitudinaux et tergo-sternaux) sont présents chez *Dilta;* ils font, en effet, partie de la musculature fondamentale de tout segment d'Insecte, aussi bien au thorax qu'à l'abdomen. C'est l'étude des muscles directs du vol qui est importante.

VIII. — LE MÉCANISME DU VOL CHEZ LES ORTHOPTÈRES

A la base des ailes, il y a typiquement quatre plaques axillaires ou notoptérales qui attachent l'aile au tergum : la première ou notoptérale, la deuxième ou interalaire, la troisième ou basanale, enfin la quatrième qui est la plus petite. Ces plaques dérivent du tergum.

Le pleuron du ptérothorax est passif pendant le vol, il donne simplement un point d'appui à l'aile. Les pleures du méso- et du métathorax diffèrent peu de celle du prothorax.

Le condyle alifère est situé à l'extrémité supérieure de l'apodème pleural (fig. 31, *E. A.*).

Sur la membrane pleurale, immédiatement au-dessous de l'aile, se trouvent deux plaques qui donnent insertion à deux muscles alaires importants. Ces plaques, nommées épipleurites par Snodgrass (1927), sont les *Pleuralgelenkplatten* de Voss (1905). Celle qui est située au-dessus de l'épisterne est la basalaire (Crampton), celle qui est située au-dessus de l'épimère est la subalaire (Crampton). Les épipleurites ne sont que des

portions détachées de la pleure; en effet, chez les nymphes de *Dissosteira* et de *Gryllus* (Snodgrass), les muscles basalaire et subalaire, situés de part et d'autre de la crête pleurale, s'insèrent sur les bords supérieurs du pleuron. Au stade adulte, les aires d'attache deviennent indépendantes et constituent alors les sclérites épipleuraux. Chez les nymphes, les muscles épipleuraux qui naissent sur la coxa fonctionnent comme moteur des pattes, chez les adultes, le basalaire actionne la base humérale de l'aile par l'intermédiaire d'un épaississement tendineux, le subalaire est connecté, de la même manière, avec le deuxième sclérite axillaire. Les muscles épipleuraux deviennent alors moteurs des ailes.

Les muscles agissant sur l'aile peuvent être répartis en deux groupes : les muscles indirects, qui amènent des changements dans la forme du thorax, et les muscles directs en relation étroite avec la base de l'aile.

Les muscles indirects sont :

1° Les tergaux longitudinaux et tergaux obliques insérés aux deux extrémités du tergum; ils accentuent la courbure de la paroi tergale et amènent un abaissement de l'aile;

2° Les tergo-sternaux qui rapprochent le tergum du sternum et agissent comme élévateurs de l'aile.

Les muscles directs ne sont pas insérés, chez les Orthoptères, sur la base même de l'aile. Ils comprennent les muscles épipleuraux ou coxo-pleuraux (basalaire et subalaire), et un muscle pleuro-tergal ou de la troisième plaque axillaire.

1° Muscles épipleuraux :

a) Le muscle basalaire naît sur la marge antérieure de la coxa, en avant du condyle articulaire, une branche pouvant prendre naissance sur le sternum. Il s'insère sur la plaque basalaire. Par l'intermédiaire d'un tendon qui unit cette plaque à l'aile, il agit sur la partie basale antérieure de celle-ci comme dépresseur.

b) Le muscle subalaire naît sur la marge coxale, en arrière du condyle, il s'insère sur la plaque subalaire qui est reliée par un tendon à la deuxième plaque axillaire. Il agit aussi comme dépresseur.

2° Le muscle pleuro-tergal naît sur l'apodème pleural et s'insère sur la troisième plaque axillaire. C'est un vrai muscle alaire, car il s'insère sur l'aile sans aucun intermédiaire (= muscle pleuro-alaire n° 85 de *Dissosteira carolina*, Snodgrass, 1929).

IX. — LA MUSCULATURE DES FLANCS DU PRO- ET DU MÉSOTHORAX DE *D. LITTORALIS*, LA THÉORIE DE SNODGRASS ET LES MUSCLES ALAIRES.

Ainsi que nous l'avons précédemment exposé, le morphologiste peut admettre avec nous que la propleure de *Dilta* représente la subcoxa des segments suivants. Nous avons noté les homologies possibles entre les muscles du mésothorax et ceux du prothorax, nous avons montré que l'insertion subcoxale de certains au mésothorax est devenue coxale au prothorax *(SC. NT. E., SC. NT. I.* et *SC. NT. Aa.)*, tandis que la naissance d'autres de subcoxale est devenue pleurale *(TR. SC. E* et *TR. SC. I.)*.

La subcoxa du mésothorax ne possède aucun muscle sternal, sauf toutefois le petit muscle *z.* (fig. 27) qui joue sans doute le rôle de suspenseur; mais, en revanche, elle est pourvue de deux tergo-subcoxaux *(SC. NT. E.* et *SC. NT. I.)* caractérisant la musculature type de la subcoxa dans l'hypothèse de Snodgrass (fig. 31, *A*). Ces muscles ont ici la fonction d'adducteur *(SC. NT. I.)* et d'abducteur *(SC. NT. E.)*; pour Snodgrass, les deux muscles tergaux de la subcoxa sont protracteur et rétracteur; ce changement dans leur fonction s'explique aisément par le fait que le condyle pédifère est reporté en arrière, ce qui amène une rotation de la base de la patte autour du grand axe. Par ce mouvement ont été aussi entraînés les muscles adducteur et abducteur coxaux *(AD.* et *AB*, fig. 31, *A)* qui sont devenus protracteur et rétracteur *(CX. NT. A.* et *CX. NT. P.)*.

Notons que la subcoxa du mésothorax n'a pas de sternaux moteurs; ceux-ci s'insèrent sur la coxa, comme chez les Ptérygotes (fig. 31, *E*).

Au prothorax, la coxa devenant base fonctionnelle de la patte, les insertions des muscles adducteur et abducteur sont reportées sur elle *(CX. NT. E.* et *CX. NT. I.)*, justifiant ainsi la théorie de Snodgrass.

L'extension du trochanter est assurée au mésothorax (fig. 27) par un muscle prenant attache sur l'apodème coxal *(TR. CX. I.)* et par deux muscles *(TR. SC. E.* et *TR. SC. I.)* naissant sur l'apophyse subcoxale. Au prothorax (fig. 30), le même mécanisme résulte de l'action du trochantéro-coxal interne *(TR. CX. I.)* (comme au mésothorax) et du grand extenseur

TR. PL. NT. qui a perdu son attache subcoxale; nous le voyons remonter et son extrémité se place mi-partie sur le pleuron, mi-partie sur le notum. Ce muscle — plus peut-être que tous les autres — apporte une preuve à la théorie de l'origine subcoxale du pleuron. Il est caractéristique du tagme thoracique chez les Insectes, les Orthoptères en particulier. Nous aurons l'occasion d'en reparler à propos des muscles trochantériens des Insectes, mais, dès maintenant, disons que ce muscle, chez *Dilta littoralis,* nous montre que le prothorax est le segment qui, par son anatomie, se rapproche le plus des segments thoraciques des Ptérygotes; l'existence d'une pleure bien caractérisée nous laissant déjà pressentir ce fait dont nous trouverons d'autres preuves.

Recherchons à présent si dans le prothorax de *Dilta* nous ne trouvons pas de muscles « aptes à entrer au service des ailes ».

Ne prenons en considération que les muscles directs du vol. Les muscles coxo-pleuraux (fig. 30) ne sont représentés que par un petit muscle *CX. PL.*, dont la branche inférieure naît sur ce que nous avons homologué à l'épisterne et la branche supérieure sur l'épimère. Ce muscle, inconnu au mésothorax, a sans doute un rôle réduit, car il est adjoint au puissant protracteur *CX. NT. A.* Nous ne pouvons l'homologuer à l'un quelconque des épipleuraux des Ptérygotes, car nous connaissons des muscles coxo-épisternaux, en plus des épipleuraux, chez les Orthoptères. D'après Carpentier (1923), les coxo-épisternaux sont constants dans le ptérothorax des Orthoptères. Snodgrass (1929) décrit aussi un coxo-épisternal au prothorax de *Dissosteira carolina* (son n° 68) naissant d'une base double et s'insérant juste en avant du condyle.

Bien plus intéressant est le muscle *AP. NT.* (fig. 30) de *Dilta.* C'est un muscle tergal à insertion coxopleurale. Nous avons déjà dit que nous pouvions assimiler le sclérite coxopleural prothoracique de *Dilta* à l'apodème pleural des Ptérygotes; nous donnerons ailleurs, en traitant des muscles trochantéro-notal et trochantéro-pleural, une autre preuve du bien-fondé de notre hypothèse. Ce muscle *AP. NT.* est tout à fait comparable au muscle alaire direct, le pleuro-tergal des Orthoptères, qui s'insère sur la troisième plaque axillaire de nature tergale. Il s'agit bien d'un muscle véritablement alaire, absent au prothorax de *Dissosteira* (Snodgrass, 1929), mais présent aux segments ptérothoraciques.

Ainsi se précise la notion que seul le segment prothoracique, par la structure de la pleure et la musculature, est en mesure d'assurer le fonctionnement de l'aile chez *Dilta littoralis*. Il s'apparente aux segments ptérothoraciques des Insectes ailés.

Chez les Ptérygotes, le pleuron du prothorax présente le même type de structure que les segments ailés, cette identité entre les trois pleures thoraciques a été bien mise en évidence par Carpentier (1921). Chez les Ptérygotes, cependant, la pleure prothoracique apparaît avec une structure plus simple.

Rien de tel pour *Dilta*, et il doit en être de même pour tous les *Machilidae;* ici, au contraire, le prothorax marque une étape vers le segment alifère, tandis que les deux autres segments demeurent dans un état voisin du type primitif admis par Snodgrass.

X. — LES ORTHOPTÈRES APTÈRES ET LA CRYPTOPLEURIE

Carpentier (1921) a montré que l'aptérisme chez les Orthoptères non sauteurs n'enlève pas au méso- et au métathorax leur caractéristique propre qui est la hauteur des pleures, celles-ci tendent simplement à s'incliner vers l'avant, amenant ainsi le tergum à se rapprocher du sternum. Cependant, dans les formes sauteuses aptères, « les pleures métathoraciques peuvent conserver la légère inclinaison que leur avait imposée l'aile, c'est que la résultante des forces réalisant la trajectoire du saut n'est pas autrement orientée que l'effort principal de l'aile disparue » (p. 338).

L'aptérisme des *Machilidae* se présente avec de tout autres caractères, puisque le type général des Ptérygotes ne se retrouve qu'au prothorax.

Carpentier appelle « cryptopleurie » le phénomène par lequel les pleures thoraciques sont recouverts par les bords latéraux du notum. Chez *Tachycines asinamorus* (sauterelle de la sous-famille des *Raphidophorinae*) — forme aptère —, l'auteur montre que les trois pleures thoraciques sont bâties sur le même plan; elles ne diffèrent des pleures des Orthoptères porteurs d'ailes que par une réduction des épimères, réduction plus accentuée au prothorax. La cryptopleurie est maximum au prothorax où le notum, vu de l'extérieur, cache tout l'apodème pleural. « Autant — dit l'auteur — cette cryp-

topleurie est fréquente au prothorax des Orthoptères, autant elle est rare aux deux autres segments. » (p. 341.) Dans la plupart des cas, la cryptopleurie du prothorax s'accompagne d'une réduction de l'épimère et d'un raccourcissement de l'apodème pleural *(Locustidae, Mantidae)*, parfois aucun changement n'est notable *(Phasnoguridae, Gryllidae)*. Quand le pronotum n'est pas enveloppant *(Blattidae, Forficulidae)*, les propleures ont un épimère développé et l'apodème propleural a la même hauteur que le mésopleural.

Chez *Dilta*, la cryptopleurie est fortement accentuée au méso- et au métathorax, dépourvus de formations pleurales, les limites des lobes latéraux du notum descendent bien au-dessous de la naissance de la coxa (fig. 26) ; au prothorax, elle est nulle au niveau du condyle pédifère (fig. 29), et c'est précisément à ce segment que nous trouvons une pleure bien caractérisée. Il y a bien, comme Carpentier l'a montré pour les Orthoptères, un balancement entre l'importance de la cryptopleurie et le développement de la pleure. Pouvons-nous en déduire une relation de cause à effet ? Certes non, mais nous pouvons penser que la pleure apparaît en même temps que la nécessité de soutenir le tergum.

En tout cas, *Dilta* et probablement tous les *Machilidae* se séparent des Orthoptères par l'absence de cryptopleurie au prothorax; chez ces derniers, la cryptopleurie prothoracique est la règle générale (Carpentier). Voilà un autre fait qui nous permet de dire, à nouveau, que le prothorax de *Dilta*, et lui seul, a une structure qui se rapproche des segments ptérothoraciques des Orthoptères.

XI. — LES MUSCLES TROCHANTÉRIENS CHEZ LES INSECTES

Nous ne nous occuperons pas des trochantéro-coxaux, mais des trochantéro-notaux et des trochantéro-pleuraux. Ils fonctionnent comme extenseurs du trochanter. Ils sont bien connus chez les Orthoptères et chez quelques Coléoptères.

Prenons le cas typique du Grillon *Acheta campestris* étudié par Carpentier (1923).

Au ptérothorax il y a :

1° Un trochantéro-notal épisternal proximal qui s'attache sur le scutum, il passe en avant de l'apodème pleural;

2° Un trochantéro-notal épisternal distal qui passe aussi en avant de l'apodème;

3° Un trochantéro-épisternal qui vient de la plaque basanale et qui agit sur l'aile.

Au prothorax nous trouvons :

1° Un trochantéro-notal épiméral postérieur qui naît sur le notum, en arrière de l'apodème pleural. Il n'a aucun homologue ptérothoracique, même dans les divers Orthoptères que Carpentier a disséqués;

2° Un trochantéro-épisternal composé de deux faisceaux bien distincts; le premier naît du sommet de la propleure, l'autre du versant épiméral de l'apodème pleural;

3° Un trochantéro-notal épiméral antérieur. C'est un muscle très développé. Il possède un trajet singulier, « il naît en haut de la région antérieure du notum; à ce niveau..... il est en grande partie contenu dans le creux d'un repli formé par le bord antérieur du bouclier dorsal. De là, il descend obliquement vers l'arrière, *passe entre le notum et les formations pleurales* (1), pour aller s'insérer en arrière du tendon du trochanter. » » Ce muscle — ajoute Carpentier — est, à plus d'un point de vue, fort énigmatique. » (p. 40.)

Cependant, en 1936, l'auteur, au cours d'un travail d'anatomie comparée sur le thorax chez les vrais et chez les faux Gryllotalpides, après avoir constaté que ce muscle, chez les Blattes, naît un peu en avant de l'apodème pleural, pense que son trajet si particulier chez *Gryllotalpa* résulte d'une poussée de la crête endopleurale des Grylloïdes.

Chez *Gryllus domesticus,* Voss (1905) avait noté un trajet analogue pour le même muscle (le *6 a*) dans le prothorax.

Sans faire une revue détaillée de ces muscles trochantériens chez les Insectes, nous nous bornerons à dire que, chez les Orthoptères en particulier, se trouvent des trochantéro-notaux et des trochantéro-pleuraux (épiméraux et épisternaux).

Chez *Dilta,* au mésothorax (fig. 27) il n'y a pas de trochantéro-notaux, les deux muscles *TR. SC. E.* et *TR. SC. I.* sont homologues aux trochantéro-pleuraux. *TR. SC. I.* peut devenir épiméral et *TR. SC. E.* épisternal quand la subcoxa devient pleure. Au prothorax (fig. 30), la disposition est différente, il n'y a qu'un seul muscle *TR. PL. NT.* qui, nous l'avons déjà

(1) C'est nous qui soulignons.

vu, naît mi-partie sur le pleuron (l'épimère) et mi-partie sur le notum. Le trochantéro-épisternal manque.

Lorsque, sous des actions diverses probablement nées de la nécessité de soutenir le tergum, le sclérite coxopleural de *Dilta* se redresse — ainsi que nous l'avons déjà admis — et devient l'apodème pleural des Ptérygotes, ce mouvement a pour effet de former dans la partie antéro-latérale du notum une poche au fond de laquelle persiste l'attache du muscle trochantéro-notal épiméral (le *TR. PL. NT.* de *Dilta*). La poche ainsi produite déterminera une pleure « en double lame » décrite par Carpentier (1936) chez quelques Orthoptères, elle est particulièrement nette chez *Gryllotalpa gryllotalpa* et chez *Gryllus domesticus*, où l'inclinaison de l'apodème propleural se fait en sens inverse de celui des autres segments. L'épisterne et l'épimère au lieu de se suivre — comme dans une pleure banale — sont adossés. Carpentier a pu déterminer que cette inclinaison de l'apodème propleural se produit pendant les jeunes stades et qu'elle est liée à un déplacement vers l'arrière de la voûte notale.

Pendant que les sclérites effectuent ces mouvements, le muscle *TR. PL. NT.* « sautera » par dessus l'apodème pleural et cheminera, dès lors, entre la pleure et le notum (comme chez *Gryllus campestris*), dans le district épiméral, pour devenir le trochantéro-notal épiméral des Orthoptères.

Nous pouvons donc, nous semble-t-il, pour comprendre le trajet de ce muscle chez quelques Orthoptères, faire appel à deux mouvements : une poussée de la crête pleurale (Carpentier) en même temps que son inclinaison vers l'arrière.

Après cette disgression sur le muscle trochantéro-notal épiméral, nous terminerons en disant que la présence du muscle *TR. PL. NT.* (muscle à la fois notal et pleural) au prothorax de *Dilta* est encore un fait qui souligne la similitude de structure entre le prothorax de ce Thysanoure et un segment thoracique de Ptérygote.

XII. — LE PREMIER STIGMATE THORACIQUE DE *DILTA LITTORALIS*

Pour Davies (1927), il n'y aurait pas d'appareil occlusif aux stigmates du Collembole *Sminthurus*.

Du Buisson (1926) dit : « Chez *Machilis*... j'ai pu m'assurer,

pour le plus important de ces systèmes (systèmes de ventilation des Insectes) qui dessert la tête, le thorax et le premier segment abdominal, que l'orifice petit mésothoracique, n'a ni appareil d'occlusion, ni même de cadre renforcé. » (p. 136.)

Il semblerait donc que les muscles stigmatiques doivent manquer aux Aptérygotes.

Chez les Orthoptères, l'ouverture du premier stigmate tho-

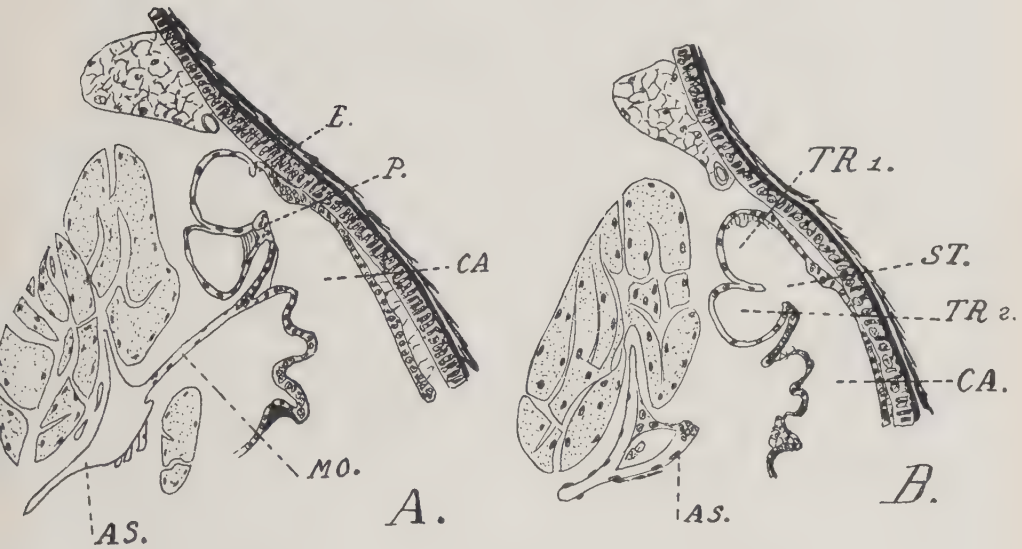


Fig. 32, *A.* et *B.* — Deux portions de coupes successives passant par le premier stigmate.

TR. 1 et *TR. 2.*, trachées. — *ST.*, ouverture stigmatique — *CA.*, chambre atriale. — *AS.*, apophyse sternale. — *MO.*, muscle d'ouverture.
La coupe A est en avance de 16 μ sur la coupe B. — G. 100.

racique est double (Carpentier, 1924, 1925). Chez ceux qui ont des organes tympanaux aux pattes, les trachées qui partent de l'ouverture ventrale ou postérieure vont dans les pattes et se divisent dans l'organe tympanal.

Le premier stigmate de *Dilta* est situé dans la membrane articulaire qui relie le prothorax au mésothorax (fig. 32, *A* et 32, *B*). Il est double, comme chez les Orthoptères, en ce sens qu'il est constitué par l'ouverture commune de deux gros troncs trachéens qui s'individualisent dès leur naissance (fig. 32, *B, ST.*).

Il n'y a pas de cadre renforcé comme Du Buisson l'a déjà vu.

Examinons les deux portions de coupe que nous avons dessinées (fig. 32, *A* et *B; A* est en avance de 16 μ sur *B*).

En *A*, la membrane articulaire est fortement plissée; entre elle et le feuillet réfléchi du notum, un espace représente la chambre atriale *(C. A.)*. A la base de la trachée inférieure, elle donne insertion à un muscle *(M. O.)* qui naît sur l'apophyse sternale *(AS.)*. La partie supérieure de la membrane est légèrement épaissie et forme une plaque *(P.)* à laquelle correspond, sur la face opposée, un épaississement cuticulaire; à ce dernier fait suite une encoche *(E.)* limitée par un petit éperon.

La fixation de l'insecte laisse toujours le stigmate béant, nous ne l'avons pas observé en état de fermeture. Nous pouvons cependant croire que, lorsque le muscle *M. O.* que nous appelons muscle d'ouverture se détend, la plaque *P.*, sous l'action de l'élasticité des tubes trachéens, va se placer dans l'encoche *E.*, fermant ainsi le stigmate. Il s'agirait d'une coaptation.

Nous n'avons pas trouvé de muscle de fermeture (muscle occlusif), il se peut donc que le stigmate s'ouvre seulement aux moments de l'expiration et de l'inspiration. Tandis qu'entre les deux il demeurerait clos.

XIII. — RÉSUMÉ

1° Le premier stigmate thoracique de *Dilta littoralis* possède un muscle auquel nous accordons un rôle dans le mécanisme d'ouverture.

2° Les méso- et métathorax sont dépourvus de pleures, l'articulation de la patte se fait sur la subcoxa (Hansen) réduite à un apodème suivi par une apophyse, non trochantinale (*contra* Berlèse, 1909, *a*), mais subcoxale.

3° La pleure est présente au prothorax et porte deux sclérites, disposés en arc de cercle au-dessus de la coxa, un sclérite anapleural et un coxopleural. La pleure prothoracique répond au schéma typique de la pleure des Aptérygotes.

3° La comparaison des sclérites et de la musculature apporte une preuve à la théorie de l'origine subcoxale du pleuron. Mais notre conception diffère de celle de Snodgrass. Nous croyons, en effet, que seul le sclérite coxopleural des Aptéry-

gotes représente la pleure des Insectes, tandis que ce serait le sclérite anapleural dans l'hypothèse de Snodgrass.

En considérant la musculature et l'innervation (par un nerf intercalaire) du sclérite anapleural du prothorax de *Dilta*, nous pensons pouvoir l'assimiler à un sclérite cervical d'Orthoptère.

Mais, nous dira-t-on, que faire des sclérites anapleuraux du méso- et du métathorax des autres Aptérygotes ? Pour le moment, nous n'en savons rien. Peut-être sera-t-il possible de leur trouver des homologies quand nous connaîtrons mieux la valeur morphologique de tous les sclérites tergaux et sternaux des Ptérygotes.

4° Les divers caractères relevés dans l'anatomie du prothorax de *Dilta* (présence d'une pleure, d'un muscle pleuro-tergal « alaire », du muscle trochantéro-pleuro-notal, disparition de la cryptopleurie) sont des caractères d'un segment ptérothoracique de Ptérygote.

Les faits et l'interprétation que nous leur donnons placent *Dilta*, et sans doute tous les *Machilidae*, dans une situation particulière parmi les Insectes. Si nous nous aventurons sur le terrain de la phylogénèse nous dirons, en supposant les *Machilidae* primitivement aptères :

L'évolution du thorax vers le type Ptérygote a frappé plus spécialement le prothorax; le méso- et le métathorax, sur lesquels persiste la subcoxa, gardent leur allure primitive. Du fait du retard évolutif de ces deux derniers segments, les trois constituants du tagme thoracique n'ont pas atteint l'identité de structure que les morphologistes ont mise en évidence chez les Ptérygotes (Duporte, Crampton, Carpentier, Snodgrass, etc.).

On est bien d'accord à l'heure actuelle pour dire que les ailes, apparues tardivement, n'ont eu qu'une petite influence sur l'évolution de la pleure, déjà constituée quand le tagme thoracique s'est différencié en région pédifère. La meilleure des preuves est peut-être inscrite dans le prothorax de *Dilta*.

En tout cas, l'anatomie de ce Thysanoure, dont le prothorax possède des caractères d'un segment ptérothoracique, ferait à elle seule admettre — en dehors des données de la paléontologie — que les ancêtres des Insectes ailés actuels ont dû avoir des ailes prothoraciques. On sait que Verhoeff (1903) avait

tiré semblable conclusion de l'examen des pleures prothoraciques développées chez les Ptérygotes actuels.

Mais les Thysanoures sont-ils des aptères primitifs ? Grassi était partisan d'un aptérisme primitif quand il écrivait la série de ses travaux sur les Thysanoures, qu'il a résumés en 1889. Plus tard, avec Sandias (1898), à la suite de considérations sur la néoténie et les néonates des Termites, il émet l'hypothèse que les Thysanoures dérivent de formes ailées par perte des ailes. Nous ne discuterons pas cette théorie, peut-être hasardeuse. Si elle était vraie, nous devrions admettre que les replis tergaux des *Machilidae* représentent des restes d'ailes et que la pleure prothoracique a été moins touchée que les suivantes par la dégénérescence.

CHAPITRE III

LE TUBE DIGESTIF DE « DILTA LITTORALIS ». QUELQUES FAITS CONCERNANT LE FONCTIONNEMENT DES CELLULES DE L'ÉPITHÉLIUM INTESTINAL

I. — ALIMENTATION

Au cours d'élevages de *Petrobius maritimus* effectués à Wimereux par Willem (1924), l'auteur a pu constater que pendant leur captivité ces insectes ont un régime constitué exclusivement par des Algues du genre *Pleurococcus*. Même après plusieurs jours de jeûne, *Petrobius* refuse des *Littorina* extraites de leur coquille, des Ligies et des Orchesties écrasées.

L'alimentation de *Dilta littoralis* est aussi essentiellement végétale. Le contenu intestinal partiellement digéré, examiné sur coupes ou dilacéré sur lame, montre des cellules d'une Algue du genre *Pleurococcus* ou d'un genre voisin. Willem avait noté le fait pour un *Machilidae* continental qu'il nomme *Machilis polypoda* L. et qui est peut-être *Dilta littoralis* Wom.

Mais il peut arriver que *Dilta* se comporte en cannibale. Nous avons trouvé, dans nos préparations, un mâle adulte ayant la partie postérieure de l'intestin bourrée d'écailles d'un de ses semblables dont une bonne partie avait dû être mangée, comme en témoignait le grand nombre d'écailles. Il s'agit peut-être d'un cas exceptionnel, mais le fait mérite d'être signalé.

II. — ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF

Le tube digestif est droit (fig. 33) comme chez les *Machilis* étudiés par Grassi (1889) et chez *Petrobius maritimus* (Oudemans, 1887).

L'œsophage a un petit diamètre, il se termine par une col-

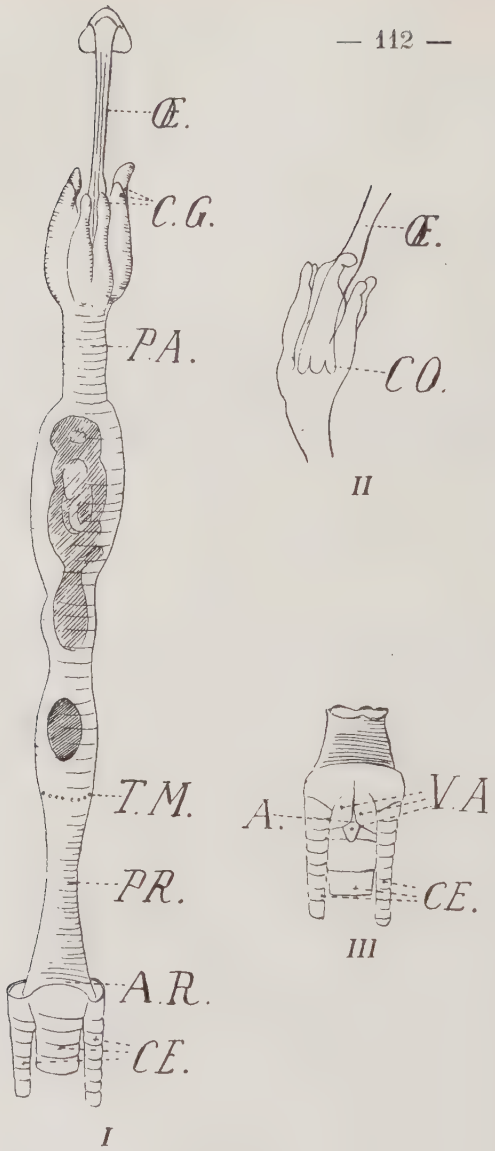


Fig. 33.

I. Le tube digestif disséqué.

Œ., œsophage. — *C. G.*, cœcums gastriques. — *P. A.*, partie antérieure du mésentéron. — *T. M.*, ouverture des tubes de Malpighi. — *PR.*, proctodeum. — *A. R.*, ampoule rectale. — *CE.*, cerques.

II. Par transparence on aperçoit la collerette stomodéale, *CO.*, vue de côté.

III. Partie postérieure de l'insecte (vue en dessous).

V. A., valves anales. — *A.*, anus. — *CE.*, cerques.

lerette *(CO.)* au niveau de la base des cœcums gastriques *(C. G.)*. Ces derniers sont au nombre de six, répartis en groupes de trois de chaque côté ; dans chaque groupe le cœcum médian est le plus grand. Grassi et Oudemans n'en signalent que quatre. A la dissection, les cœcums se présentent plus ou moins turgescents, d'une couleur allant du jaune-clair au jaune-verdâtre. Grassi (1889) les nomme poches du gésier ou poches ventriculaires et les homologue au gésier pourvu de pièces chitineuses des Lépismes ; Willem (1900) fait justement remarquer qu'ils appartiennent à l'intestin moyen et les assimile aux cœcums glandulaires de quelques Orthoptères (Blattes).

L'intestin moyen, dont la limite postérieure correspond exactement à l'ouverture des tubes de Malpighi *(T. M.)*, est long. Quand on dissèque l'insecte après

un repas, on constate, comme l'indique notre dessin, que le bol alimentaire passe rapidement dans le premier quart (que nous nommerons plus loin partie antérieure du tube digestif) pour séjourner plus longtemps dans le deuxième quart où il se présente en une masse creusée de vides centraux. C'est probablement dans cette région qu'agissent les sucs digestifs. Ensuite les masses deviennent ovales, plus petites, plus foncées et se dirigent vers l'anus.

Celui-ci débouche entre trois papilles anales *(V. A.)* situées chacune à la base d'un cerque. La cuticule des papilles est munie de dents dirigées vers l'arrière et qui aident à l'expulsion des boules fécales.

III. — MÉCANISME DE L'EXCRÉTION EXOCELLULAIRE DANS L'EPITHÉLIUM DE LA PARTIE ANTÉRIEURE DE L'INTESTIN MOYEN ET DANS CELUI DES CŒCUMS GASTRIQUES.

A. — Technique

Ces épithéliums sont très fragiles. Le Nawaschin (1) est le fixateur qui nous a donné les meilleurs résultats. Nous avons fixé le tube digestif *in situ* après avoir décapité les insectes.

Les fixateurs à base de picro-formol ont donné d'excellents résultats à Tchang Yung Taï (1929) pour l'intestin des larves de *Galleria;* mais nous avons renoncé à leur emploi, après quelques essais, car ils entraînent, chez *Dilta,* le décollement d'un grand nombre de cellules, qui quittent la basale et que nous retrouvons par paquets dans la lumière du tube.

---

(1) Nous ne croyons pas inutile de rappeler ici la formule du Nawaschin, bien connue des botanistes, d'un emploi commode, qui fixe d'une manière admirable, même les tissus les plus fragiles (glandes et sang). On prépare deux solutions :

Solution A :

Acide chromique	1 gr. 5
Acide acétique	10 cm³
Eau distillée	90 cm³.

Solution B :

Formol commercial	40 cm³
Eau distillée	60 cm³.

Au moment de l'emploi, mélanger à parties égales les deux solutions. Après fixation (vingt-quatre heures), lavage à l'eau et conservation dans l'alcool à 80°.

Nous devons noter que nous n'avons pas réussi à obtenir de bonnes fixations de la partie postérieure de l'intestin moyen, même avec le Nawaschin; c'est la raison pour laquelle nous n'en parlerons pas au cours du présent exposé.

Nous avons coloré à l'hématoxyline ferrique, suivant la méthode de Regaud. C'est un colorant de choix à la condition de ne pas exagérer la différenciation dans l'alun de fer. L'hématoxyline colore franchement les grains de ségrégation ainsi que la bordure en brosse et donne au cytoplasme des nuances en rapport avec l'état fonctionnel de la cellule. Les colorants acides ajoutés à l'hématoxyline estompent les images délicates obtenues avec l'hématoxyline seule et les rendent illisibles.

Notons que les résultats sont inconstants à la fixation. Dans un lot d'insectes, de même âge, traités de la même manière, il nous est arrivé d'en rejeter parfois une forte proportion, sans que nous ayons pu déterminer la cause des insuccès.

Nous avons coupé à 8 μ.

Nous n'entreprendrons pas l'étude de l'histophysiologie des épithéliums en question; nous nous bornerons à mettre en relief quelques faits concernant le mécanisme de l'excrétion exocellulaire, le fonctionnement des nids de cellules de remplacement et la façon dont se régénèrent les épithéliums.

B. — Théories du mécanisme de l'excrétion

A l'heure actuelle, nous nous trouvons en présence de trois théories principales.

a) Pour la majorité des auteurs, à la suite de Van Gehuchten (1890, 1893), les produits de l'excrétion cellulaire seraient évacués sous forme de vésicules qui tombent dans la lumière intestinale. La cellule sécrétrice serait capable de donner naissance successivement à plusieurs vésicules (sécrétion mérocrine). Vignon (1899) a donné à cette théorie le nom de « théorie vésiculaire », il l'a fortement combattue.

b) Frenzel (1886, 1891) pense que c'est la destruction même de la cellule qui entraîne l'évacuation des produits d'excrétion. Cependant cette destruction n'a pas été mise en évidence.

c) Tchang Yung Taï (1926), travaillant sur la chenille de

Galleria mellonella, arrive à des conclusions sur lesquelles nous nous étendrons.

Le cytoplasme des cellules sécrétrices de *Galleria* présente des enclaves fuchsinophiles qui s'assemblent en amas muriformes. Les granulations sont expulsées de deux manières :

1° Ou bien les amas tombent en entier dans la cavité intestinale;

2° Ou bien ils se désagrègent et les grains traversent isolément la membrane apicale.

Dans le premier cas, dès la sortie du premier amas, la cellule commence à présenter des signes de dégénérescence dont la première indication est fournie par la désagrégation de la bordure en brosse. Parfois certaines cellules, en cours de dégénérescence, s'allongent puis renflent leur portion distale qui se détache en une vésicule. La cellule peut donner plusieurs vésicules successives de taille décroissante. Il se produit, de cette manière, un tronçonnement de la cellule étirée.

Dans le deuxième cas, après l'expulsion des granules et la disparition de la bordure en brosse, la partie apicale de la cellule forme un gros mamelon qui peut se détacher d'une seule pièce ou qui peut se réduire en plusieurs petites vésicules se détachant isolément.

La partie basale de la cellule devient une « cellule raccourcie » qui peut être dépourvue de noyau. Les cellules raccourcies ne croissent pas, ne régénèrent pas leurs parties perdues, mais peuvent reformer une bordure d'aspect typique apparaissant très tôt dans bien des cas, et cela même en l'absence de noyau.

Pour l'auteur, les mamelons « sont toujours des portions de cellules dégénérées et non des produits sécrétés par la cellule. Leur présence, comme celle des vésicules, indique toujours la dégénérescence de l'épithélium et non pas un état fonctionnel. » (p. 75.)

C. — La structure du noyau de la cellule intestinale de *Dilta littoralis*

Disons que nous sommes partisan de l'hypothèse d'une dégénérescence rapide de la cellule quand celle-ci a accompli — et nous semble-t-il en un seul temps — son cycle sécrétoire. Avant d'entreprendre l'étude des caractères présentés par le

cytoplasme (destruction de la bordure en brosse, sa réapparition, formation de vacuoles de dégénérescence après l'excrétion des produits), nous allons insister sur un signe majeur : la structure et l'évolution du noyau.

Les préparations traitées par la méthode de Feulgen sont particulièrement démonstratives. Nous avons employé cette méthode selon les indications de Lison. Après des tâtonnements inévitables, nous avons déterminé que le temps d'hydrolyse dans l'acide chlorhydrique à 60° doit être de vingt-cinq minutes pour des objets fixés au Nawaschin.

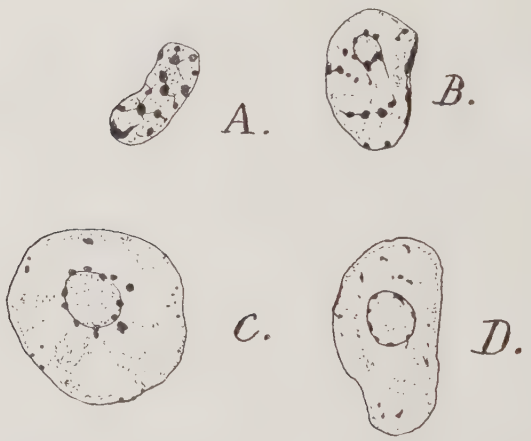


Fig. 34. — Structure du noyau de la cellule épithéliale des cœcums gastriques et de la partie antérieure du mésentéron.

A., noyau jeune appartenant à une cellule du nid. — *B.*, noyau plus âgé. — *C.*, noyau d'une cellule en excrétion. — *D.*, noyau d'une cellule en voie de dégénérescence.

Fix. Nawaschin. — Col. par la méthode nucléale de Feulgen. — G. 1.500.

Les descriptions que nous allons faire valent aussi bien pour les cellules de la partie antérieure du tube digestif que pour celles des cœcums gastriques.

Le noyau (fig. 34, *A*) contenu dans une jeune cellule, à peine dégagée du nid qui lui a donné naissance, est rempli d'un semis de grains de chromatine, grains plus ou moins gros, unis par de fins tractus. Il n'y a pas encore de nucléole. Pendant que le noyau grossit, le réseau se dissocie. Quelques chapelets subsistent et quelques grains s'appliquent sur une petite sphère qui, quoique Feulgen-négative, prend une teinte un peu plus sombre que le suc nucléaire. Les colorations plasmatiques vulgaires nous indiquent qu'il s'agit là du jeune nucléole (fig. 34, *B*) sur l'origine duquel nous n'émettons aucune hypothèse.

Le noyau de la cellule âgé est très gros (fig. 34, *C*) avec un nucléole de grande taille. Les grains de chromatine, isolés,

sont pour la plupart plaqués contre le nucléole. Quelques-uns, généralement plus petits, sont répartis dans le suc nucléaire.

Ensuite le noyau se déforme plus ou moins (fig. 34, *D*), le nucléole ne croît plus, les grains de chromatine deviennent plus petits et se dispersent, ils se colorent moins bien que précédemment sous l'action du réactif fuchsine-sulfureux. De tels noyaux pauvres en chromatine, à gros nucléole, caractérisent les cellules avancées dans leur dégénérescence. Nous noterons plus loin des phénomènes semblables en étudiant certaines cellules du proctodeum où la dégénérescence nucléaire ne fait aucun doute.

Le volume de la substance nucléolaire augmente pendant que disparaît la chromatine.

Dans la série des cellules en évolution qui entourent un nid, nous n'avons jamais trouvé de figures pouvant nous faire croire à une réversibilité du phénomène.

Nous allons étudier les structures types des épithéliums des cœcums et de la partie antérieure du tube digestif en divers états de fonctionnement. Nous nous adresserons, de préférence, à des coupes passant entre deux nids voisins; nous aurons de cette manière des lignées de cellules issues d'une souche commune parfaitement identifiée.

Nous avons toujours fait précéder l'examen des épithéliums d'une étude de l'hypoderme et de la cuticule. En effet, nous avons reconnu que, comme chez les larves de Ptérygotes, les épithéliums subissaient, dans l'intervalle des mues, des rénovations continues et partielles sur lesquelles nous avons plus spécialement porté notre attention; et des rénovations périodiques et totales se produisant immédiatement avant la mue cuticulaire, aboutissant à des figures différentes des premières et analogues à celles que l'on décrit au cours des mues larvaires.

D. — Le cycle sécrétoire des cellules de l'épithélium des cœcums gastriques

L'épithélium est plissé, comme tous ceux de l'intestin moyen.

a) *Fonctionnement des cellules pendant l'intermue*

Décrivons quelques aspects typiques :

Figure 35. — L'épithélium repose sur une basale contre laquelle sont appliqués les muscles circulaires; les fibres longitudinales sont plus rares que les circulaires.

Les cellules les plus proches du nid commencent à peine leur cycle sécrétoire, la majorité des cellules du nid ont un noyau pourvu d'un nucléole. Nous dirons, par analogie avec le phénomène de l'éclosion du bouton floral des végétaux supérieurs, que le nid est en période d'éclosion, les cellules qui le composent s'écartant, pour la plupart, de son axe.

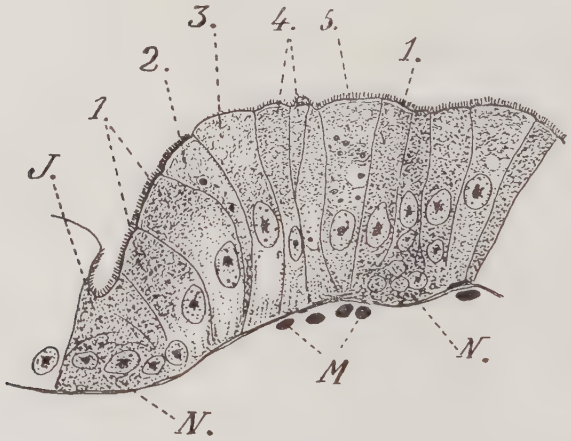


Fig. 35. — Une portion de l'épithélium d'un cœcum gastrique.

N., nids. — *M.*, muscles circulaires. — *J.*, cellules jeunes. *1.*, cellules ayant différencié leur bordure en brosse. — *2.*, cellules contenant quelques grains de ségrégation. — *3.*, cellules dont les grains ont mûri. — *4.*, cellules jeunes n'appartenant pas aux nids intéressés par la coupe. Fix. Nawaschin. — Col. hématoxyline Regaud.

Au début du cycle, les cellules *(J.)* ont un cytoplasme homogène, une bordure en brosse nette séparée du cytoplasme par une ligne bien colorée par l'hématoxyline. Dans les cellules un peu plus âgées *(1)*, le noyau remonte un peu, il est riche en granulations de chromatine. Le cytoplasme situé au-dessus

de lui est plus clair. A la base, nous trouvons quelques traînées cytoplasmiques perpendiculaires à la basale. Dans la partie supérieure du cytoplasme, il se différencie, au-dessous de la bordure, une zone ectoplasmique claire, un peu moins large que la bordure.

Ensuite les cellules commencent à dilater leur partie apicale *(2)*, le cytoplasme situé au-dessus du noyau devient encore plus clair, il contient quelques grains basophiles envacuolés qui représentent les grains de ségrégation. La cellule est entrée dans la phase de mise en charge. La zone ectoplasmique est encore bien individualisée.

Puis, le noyau, moins riche en grains de chromatine, pendant que grossit le nucléole, remonte au milieu de la cellule *(3)*, le cytoplasme basal perd son homogénéité; des vacuoles sont présentes dans le cytoplasme apical, quelques-unes ont un granule central (cell. *5*). Ces vacuoles sont produites par le liquide résultant du mûrissement des grains de ségrégation. La zone ectoplasmique (cell. *3*) est occupée, peu à peu, par une couche de très petites vacuoles. La bordure en brosse devient moins compacte.

Les cellules *4* sont de jeunes cellules à zone ectoplasmique bien différenciée qui sont issues d'un nid situé en dehors du plan de la coupe.

Figure 36. — Mûrissement des grains de ségrégation. Les grains, ronds, de taille subégale, sont surtout répartis au-dessus du noyau qui présente la structure indiquée dans la figure 34, *B*. Chaque grain est contenu dans une vacuole sphérique. Les grains, tout d'abord fortement sidérophiles, perdent leur affinité pour l'hématoxyline, deviennent bruns, puis disparaissent au sein de la vacuole. Quelques vacuoles peuvent se réunir.

Au début, la couche ectoplasmique est bien visible, la bordure en brosse est intacte et certaines portions peuvent présenter des phénomènes d'exfoliation par un processus sur lequel nous passerons, car il est identique à celui qui a été décrit par Aubertot (1934) sur l'épithélium intestinal de *Phasgonura viridissima*. L'exfoliation aboutit à la formation de « péritrophiques élémentaires » (Aubertot). Ensuite les stéréocils deviennent moins nombreux, la zone ectoplasmique se distingue mal (cell. *1*).

Le cytoplasme basal dans certaines cellules (cell. *2*) est rempli de grandes vacuoles,

Figure 37. — Nids en période de stabilité.

Nous appelons nids en période de stabilité des nids qui ne sont pas entourés de cellules jeunes, comme les nids *N.* de la figure 35, mais de cellules âgées, proches du stade ultime de leur dégénérescence. Ces nids ne sont pas inactifs, ils présentent des figures de mitose indiquant qu'ils reconstituent la réserve de cellules pour remplacer celles qu'une éclosion a lâchées sur la basale.

Fig. 36. — Une portion de l'épithélium des cœcums. On assiste au mûrissement des grains de ségrégation contenus chacun dans une vacuole. Les grains pâlissent avant de disparaître. Une partie de la bordure en brosse s'exfolie. La cellule *1* a sa brosse qui devient moins dense, elle approche de la phase d'excrétion.

Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G 330.

Les cellules *4* et *5* sont en dégénérescence avancée comme en témoignent la structure du noyau (gros nucléole parfois double et rares grains de chromatine) et la présence de grandes vacuoles dans le cytoplasme.

Les cellules *1* sont à la fin de la période du mûrissement des grains, leur cytoplasme est occupé par des vacuoles sensiblement de même dimension. La zone ectoplasmique est remplacée par un feutrage de très petites vacuoles. La bordure en brosse a disparu, car après l'exfoliation d'une bordure peu dense (comme celle de la cellule *3* de la figure 35) la couche ectoplasmique occupée par les petites vacuoles n'a plus été en mesure d'en reconstituer une nouvelle. Les bordures exfoliées se juxtaposent dans la lumière du cœcum et constituent une lame plus ou moins épaisse *(P.)* (péritrophique élémentaire).

Les noyaux *2*, *3* et *4* appartiennent à des cellules en dégénérescence ayant éliminé leurs produits. Le nucléole est gros, il n'y a que de rares grains de chromatine, le noyau est clair. Dans la partie apicale de la cellule, le cytoplasme est redevenu homogène, il peut encore contenir de rares grains de ségrégation, non envacuolés, qui ont échappé au mûrissement (cell. *6*), une zone ectoplasmique se différencie et une nouvelle

bordure en brosse apparaît (cell. 4). Une ou plusieurs grosses vacuoles occupent une grande partie de la cellule, nous ne voyons jamais de grain à leur origine et nous les considérons avec Tchang Yung Taï comme des vacuoles de dégénérescence.

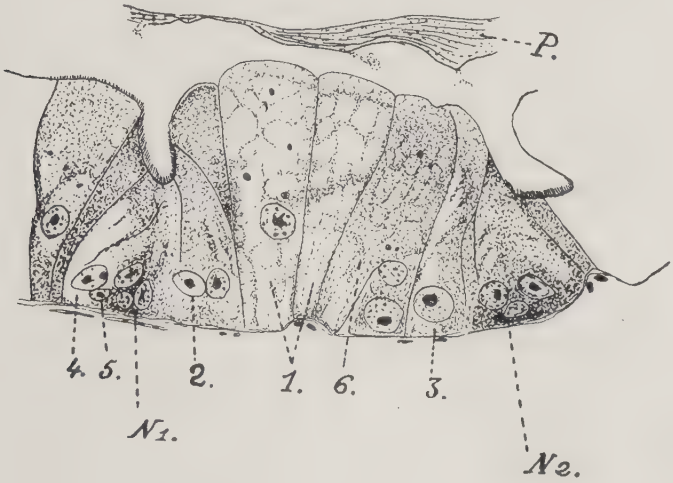


Fig. 37. — Une portion de l'épithélium des cœcums. Les cellules *1* vont excréter leurs produits, le cytoplasme est vacuolaire, la zone ectoplasmique est atteinte par la vacuolisation; la bordure en brosse a disparu. — Les noyaux *2, 3, 4, 5* appartiennent a des cellules ayant terminé leur cycle sécrétoire et qui dégénèrent au contact de nids stables qui vont reconstituer leur réserve de cellules. — La cellule *6* entre en dégénérescence et n'a pas encore reconstitué sa bordure. Les bordures exfoliées (péritrophiques élémentaires d'Aubertot) se juxtaposent au-dessus du masssif cellulaire et constituent un tube qui contiendra les aliments *(P.)*.

N. 1., *N. 2.*, nids.
Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 330.

La cellule est courte, c'est une « cellule raccourcie » de Tchang Yung Taï.

Les noyaux les plus dégénérés sont les plus proches du centre du nid, leur taille diminue et nous les perdons de vue au milieu des histoblastes.

Les figures telles que 35 et 37 indiquent que nous pouvons

nous trouver en présence de deux sortes de massifs cellulaires. Dans les uns (fig. 35), le cycle sécrétoire des cellules est d'autant plus avancé que nous les prenons loin des nids. Dans les autres (fig. 37), les nids sont entourés de cellules dégénérées, surtout les plus proches du nid. Les figures telles que 38 sont caractéristiques à cet égard et nous montrent bien que les cellules dégénérées peuvent — comme l'a indiqué Tchang Yung Taï — reconstituer une bordure en brosse.

Nous devons cependant noter que toutes les cellules ne dégénèrent pas autour des nids et que nous pouvons aussi en trouver qui périclitent en des places quelconques. Jamais elles ne sont rejetées dans la lumière du cœcum, la dégénérescence s'effectue toujours sur la basale.

Fig. 38. — Un nid stable entouré de cellules dégénérées.

Même fixation et coloration que précédemment.

Figure 39. — Excrétion des produits.

La cellule *1* est en excrétion, elle n'a pas de bordure en brosse, les vacuoles supérieures sont fusionnées et par effraction la membrane apicale livre passage aux produits. La cellule a un noyau à gros nucléole, pauvre en chromatine. Un grain de ségrégation achève de mûrir.

Tout porte à croire que la cellule vide son contenu apical en une seule fois.

La cellule 2 est dans un état qui précède l'excrétion; la zone ectoplasmique n'est pas encore complètement bouleversée.

La cellule *3* a excrété, elle n'a pas encore recouvré sa bordure en brosse, le cytoplasme apical devient homogène, mais ne présente pas encore de vacuoles de dégénérescence. L'absence de grains de ségrégation et la structure du noyau nous indiquent que nous sommes en présence d'une « cellule raccourcie » qui vient d'excréter et qui va vers sa dégénérescence.

Dans les cœcums gastriques, l'excrétion ne se produit pas au moyen de vésicules, mais par déhiscence de la membrane apicale de la cellule.

Pendant l'intermue, nous pouvons résumer les étapes de l'histoire de la cellule épithéliale des cœcums gastriques comme suit ;

1° Histoblaste, possédant un noyau sans nucléole riche en granulations de chromatine et un cytoplasme homogène basophile.

2° Apparition d'un petit nucléole dans le noyau, formation de grains de ségrégation basophiles envacuolés ayant tous même taille (phase de mise en charge), différenciation d'une zone ectoplasmique au-dessus de laquelle apparaît une bordure en brosse quand la partie apicale de la cellule vient en contact avec le milieu extérieur. La bordure en brosse peut s'exfolier plusieurs fois.

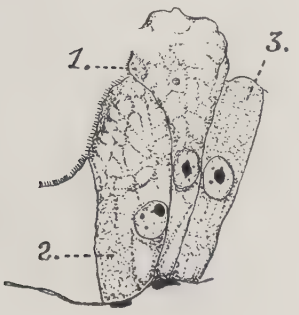


Fig. 39. — Excrétion des produits par la cellule *1*. La cellule *2*, à bordure en brosse peu dense, est dans un état qui précède de peu celui de la cellule *1*. La cellule *3* a excrété et entre en dégénérescence.

Même fixation, coloration et grossissement que précédemment.

3° Le nucléole grossit, les grains de chromatine se raréfient. Le produit du mûrissement des grains de ségrégation forme des vacuoles. La bordure en brosse et la zone ectoplasmique claire disparaissent.

4° Les produits d'excrétion sont évacués par déhiscence de la membrane apicale, sans doute en une seule fois.

5° La cellule devient ensuite une « cellule raccourcie » dont le cytoplasme apical reprend son homogénéité première. Puis une vacuolisation apparaît, qui n'a pas de grains de ségrégation comme point de départ; elle commence par la base pour s'étendre de plus en plus haut. La cellule se met à dégénérer et peut reconstituer une nouvelle bordure en brosse.

Les cellules dégénèrent sur la basale et le plus souvent au contact de nids que nous avons qualifiés de stables, par opposition aux nids en éclosion qui lâchent autour d'eux de jeunes cellules. Il est toujours possible de voir des mitoses au sein des nids.

La sécrétion des cellules de l'épithélium des cœcums gastriques est une sécrétion holomérocrine, mais d'un type particulier, car la cellule n'est pas en mesure d'effectuer un nouveau cycle sécrétoire après l'expulsion des produits de sécrétion,

b) *Fonctionnement des cellules à l'approche de la mue cuticulaire*

Figure 40. — Destruction totale de l'épithélium.

Au stade figuré sur notre dessin il n'y a pas de cellules, si ce n'est les toutes jeunes cellules des nids, qui échappent à une lyse générale.

Fig. 40. — Destruction de l'épithélium des cœcums gastriques au cours d'une rénovation totale et périodique coïncidant avec la mue cuticulaire. Entre les deux bandes épithéliales, un coagulum représente le cytoplasme rejeté par les cellules.

G. 220. — Nawaschin. — Hémat. Regaud.

Dans toute la partie basale de la cellule le cytoplasme manque, la partie apicale est remplie de grandes vacuoles. La membrane apicale, qui a perdu sa bordure en brosse, crêve et livre passage aux produits de la lyse qui s'accumulent, coagulés, dans la lumière du cœcum. Cela rappelle le corps jaune qui se forme en pareille circonstance chez les larves de Ptérygotes, en particulier, au cours de la dégénérescence de l'épithélium pronymphal des Lépidoptères, où l'on observe

aussi un appauvrissement du cytoplasme qui se vacuolise et une pycnose ou une chromatolyse du noyau.

Le noyau, chez *Dilta*, remonte dans le tiers supérieur de la cellule, il est suspendu à la membrane par quelques travées cytoplasmiques, il a gardé le nucléole mais a perdu les grains de chromatine. Certaines cellules, contenant quelques grains de ségrégation, peuvent être surprises pendant le stade de mise en charge.

A ce moment, une grande activité mitotique s'observe, tous les nids présentent des mitoses dont nous décrirons les caractères plus loin, et déjà de jeunes cellules de remplacement s'écartent des nids.

Dans quelques-unes de ces jeunes cellules et même dans des cellules à peine dégagées des nids, il nous a été permis d'observer des corps *(C. I.)* — que nous interprétons comme noyaux pycnotiques — inclus dans une vacuole située au-dessus ou au-dessous du noyau (fig. 41). Ces corps — dont nous nous proposons de publier ultérieurement une étude, que nous ne résumerons pas ici afin de ne pas dépasser les limites que nous nous sommes assignées — représentent les « boules autotomiques » de Poyarkoff (1910), les « boules d'épuration » de Mme Hufnagel (1918). Ils n'apparaissent qu'au moment des rénovations totales, jamais au cours des rénova-

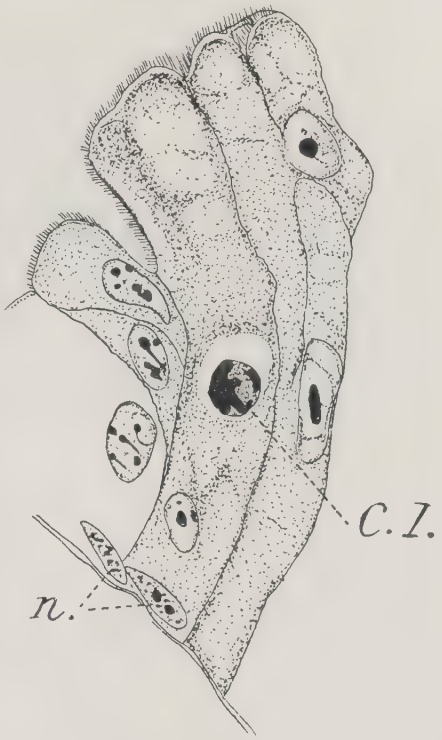


Fig. 41. — Quelques jeunes cellules destinées à remplacer les éléments détruits pendant la rénovation totale.

C. I., corps inclus dans une cellule. — *n.*, noyaux embryonnaires séparés du nid qui leur a donné naissance.
Fix. Nawaschin. — Hémat. Regaud. — G. 825.

tions partielles, comme d'ailleurs chez tous les insectes où ils ont été décrits. Chez *Galleria*, étudié par Tchang Yung Taï (1929), ils sont constitués par un noyau entouré de cytoplasme, ce seraient de véritables cellules auxquelles l'auteur donne le nom d' « éléments inclus ».

Fig. 42. — Une portion de l'épithélium de la partie antérieure de l'intestin moyen montrant des cellules en divers états.

1, cellules contenant des grains de ségrégation. — *2*, cellules à portion apicale renflée. — *3*, vésicules en formation. — *4* et *5*, noyaux de cellules dégénérées.

Fix Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 330.

E. — Le cycle sécrétoire des cellules de la partie antérieure de l'intestin moyen

Nous n'étudierons les modifications de l'épithélium que dans l'intervalle des mues.

Figure 42. — Phases de mise en charge et d'excrétion.

La portion de coupe que nous avons figurée intéresse trois nids : *N 1*, *N 2* et *N 3*.

N 1 est un nid stable, entouré de cellules âgées; *N 2* et surtout *N 3* sont en éclosion, les cellules qui les entourent entrent dans la phase de mise en charge. *N 2* présente une mitose.

Certaines cellules, comme la cellule *1* dont nous ne voyons que la partie apicale, assez près du nid, sont au stade de mise en charge et ont la structure que nous avons décrite pour les cellules au même stade des cœcums gastriques. Les grains de ségrégation, dans une même cellule, n'ont pas tous le même diamètre, les plus gros paraissent résulter de la fusion de plusieurs. Le fait est particulièrement net (fig. 43) pour les cellules prises assez en arrière.

A mesure que la cellule s'écarte du nid sa base est comprimée et la partie apicale forme une massue (cell. *2*) qui fait hernie dans la lumière intestinale. Dans cette massue qui laisse déjà prévoir le stade vésiculaire, nous voyons encore quelques grains de ségrégation qui achèvent de mûrir au milieu de vacuoles provenant du mûrissement d'autres grains.

En *3*, les vésicules sont formées, elles peuvent alors pendant un certain temps garder l'hématoxyline.

Un peu plus tard, les vésicules se détachent (fig. 44. *V*), elles sont claires, et disparaissent dans l'intestin.

Fig. 43. — Quelques cellules prises dans une partie plus postérieure que celles de la figure 42. L'une est bourrée de grains.

Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 825.

Il n'y a que la partie haute de la cellule qui se transforme en vésicule car nous ne voyons pas de noyau dans celle-ci. Très probablement une cellule peut donner plusieurs vésicules. A ce stade, la cellule n'a pas de bordure en brosse ni de zone ectoplasmique. Ces formations sont sur les cellules qui se trouvent au fond et sur le bord des cryptes qui correspondent aux nids, par conséquent sur des cellules jeunes ou des cellules en cours de dégénérescence, comme dans le cas des cœcums gastriques.

A aucun moment nous n'assistons au passage de grains au travers de la membrane apicale.

Les noyaux *4* et *5* appartiennent à des cellules ayant excrété leurs produits, ils sont gros, clairs, ont un gros nucléole, sont

pauvres en chromatine. Le cytoplasme clair contient de grandes vacuoles, de petits grains attardés achèvent de mûrir. Ce sont des « cellules raccourcies », très avancées dans leur dégénérescence; elles sont recouvertes par les portions apicales des cellules plus jeunes, pourvues de vésicules, qui

Fig. 44. — Phase du soulèvement des cellules dégénérées.

V., vésicules. — *2*, noyaux des cellules dégénérées. — *3*, cellules montrant des vacuoles de dégénérescence. — *M.*, muscles circulaires qui échancrent profondément la basale.

Fix. Nawaschin. — Hémat. Regaud. — G. 330.

forment un toit. Ces cellules enfouies n'ont pas de bordure en brosse, elles n'ont aucun contact avec l'extérieur, il est possible qu'elles dégénèrent sur la basale comme celles des cœcums gastriques.

Notons qu'à ce stade la basale est unie.

Figure 44. — Soulèvement des cellules en dégénérescence. Après l'expulsion des vésicules, les cellules formant toit

au-dessus des cellules enfouies reconstituent leur bordure en brosse, capable de s'exfolier comme celle des cellules des cœcums gastriques. Il se forme des lames dont la superposition à une certaine distance de l'épithélium constitue un tube continu et transparent à l'intérieur duquel passent les aliments.

A ce stade, il n'y a plus de grains de ségrégation dans les cellules. Les dernières vésicules se livrent passage dans une solution de continuité du plateau strié (cell. *1*), comme Tchang Yung Taï l'a déjà remarqué chez *Galleria*, où l'auteur a montré qu'il s'agissait d'une manifestation de la dégénérescence plutôt que de la fonction proprement excrétrice de la cellule.

Les cellules dégénérées sont réunies en massifs qui font fortement saillie; leur base est considérablement étirée, les noyaux en pycnose, en forme d'amande, remontent assez haut (cell. 2).

La basale n'est plus unie comme au stade précédent. Les muscles circulaires la repoussent, au devant d'eux, au-dessous des massifs de cellules dégénérées.

Quelques cellules (cell. *3*) renferment de petites vacuoles, en séries linéaires, n'ayant point pour origine des grains de ségrégation.

Figure 45. — Expulsion des cellules dégénérées.

Les paquets de cellules dégénérées sont détachés de la basale sur laquelle subsistent quelques lambeaux de membranes prouvant qu'il y a eu arrachement des cellules; celles-ci prennent la forme de massues réunies en bouquets. Chacune contient un noyau pycnotique qui peut se fragmenter. Ces cellules ont parfois une bordure en brosse mais irrégulière. Le cytoplasme renferme de petites vacuoles sphériques, vacuoles de dégénérescence, que nous avions déjà aperçues dans quelques cellules de la figure précédente.

Par suite du relâchement des muscles, la basale reprend son aspect primordial.

L'expulsion des bouquets de cellules dégénérées se produit entre des massifs en éventail de jeunes cellules entourant des nids. Ces cellules jeunes ont une bordure en brosse haute, une zone ectoplasmique nette, un cytoplasme homogène dans lequel ne sont pas encore apparues de granulations, le nucléole cependant est assez gros.

Par la suite, les cellules dégénérées tombent dans la lumière

intestinale, s'arrondissent et l'on peut encore voir, à l'intérieur, pendant un certain temps, un corps sidérophile qui est le noyau en pycnose. Puis les globes éclatent, sont détruits et un coagulum, par endroits, représente le protoplasme fixé par les réactifs.

Pendant ces rénovations partielles, on peut toujours rencontrer des initiales des nids en division, mais point en aussi grand nombre qu'au moment des rénovations totales, caractérisées par une expulsion plus massive des cellules épithéliales à divers états de développement.

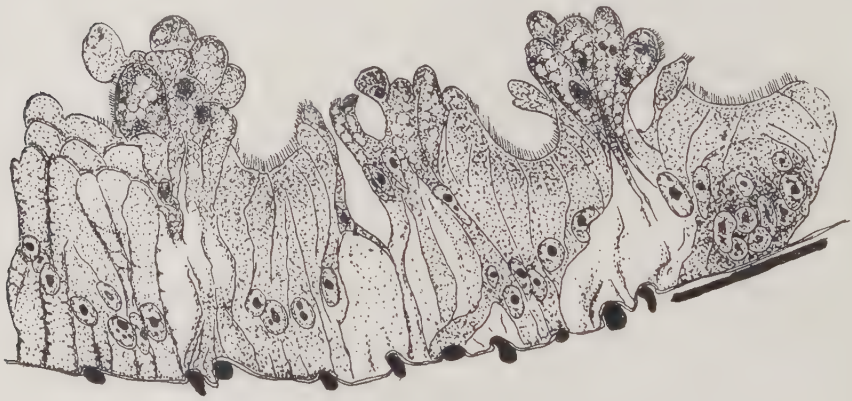


Fig. 45. — L'expulsion des cellules dégénérées.

Fix. Nawaschin. — Hémat. Regaud. — G. 330.

Le cycle de la cellule intestinale présente donc, comparé à celui de la cellule des cœcums gastriques, les différences suivantes : les grains de ségrégation sont de taille inégale; l'excrétion s'opère par expulsion de vésicules; après ce stade, la structure du noyau indique que la cellule entre en dégénérescence; elle est ensuite rejetée dans l'intestin sous la forme d'une boule cytoplasmique renfermant un noyau en pycnose qui permet de la différencier de la vésicule d'excrétion.

F. — Excrétion exocellulaire et dégénérescence cellulaire

Dès le mûrissement des grains de ségrégation, la structure du noyau annonce pour la cellule le début de la dégénérescence, mais celle-ci n'est caractérisée nettement que par l'apparition de vacuoles dépourvues de grain central.

Tchang Yung Taï (1926) a eu le mérite de montrer que les modifications morphologiques prises par les auteurs, à la suite de Van Gehuchten, comme manifestations du rôle excrétoire de la cellule étaient, en réalité, les manifestations de la dégénérescence. Il a pu mettre ce fait en évidence parce que, dans la chenille de *Galleria mellonella,* les granulations acidophiles des cellules épithéliales de l'intestin moyen sont évacuées hors de la cellule sous une forme visible — c'est dans la lumière du tube que l'hydrolyse amène leur mûrissement —, et aussi parce que la phase d'excrétion précède le début de la dégénérescence.

Chez *Dilta littoralis,* nous avons montré, par l'étude du noyau et du cytoplasme, que la cellule présente des signes de dégénérescence analogues à ceux relevés chez *Galleria.* Mais ici le mûrissement des grains s'effectue dans la cellule même et les produits ainsi élaborés sont rejetés au dehors, soit par déhiscence apicale (cas des cœcums), soit dans des vésicules (cas de la partie antérieure de l'intestin moyen). Ces dernières formations apparaissent quand la cellule est touchée par les premiers signes de dégénérescence et, comparativement à ce qui se passe chez *Galleria,* nous leur accordons la même cause, mais il n'en est pas moins vrai qu'elles servent de véhicule aux produits excrétés. Chez *Dilta,* comme aussi probablement chez la plupart des Insectes, la phase d'excrétion coïncide avec le début de la dégénérescence.

Il y aurait donc une part de vérité dans l'hypothèse de Van Gehuchten.

IV. — LE ROLE PROBABLE DES MUSCLES CIRCULAIRES DANS L'EXPULSION DES CELLULES DÉGÉNÉRÉES

Sans doute, si nous en jugeons par les figures 42, 44 et 45, les muscles circulaires prennent une part importante dans le

mécanisme de l'expulsion des cellules dégénérées. Certes, à tous moments, la musculature intestinale est capable d'effectuer des mouvements péristaltiques qui brassent les aliments et poussent en arrière le bol alimentaire. Mais les figures telles que 44 (nous avons pris la coupe dans une série faite sur un insecte dont l'intestin était vide) indiquent que la contraction des fibres musculaires doit avoir une autre conséquence.

Au cours de la contraction (fig. 44), les muscles rencontrent des surfaces de grande résistance qui correspondent aux nids et aux jeunes cellules qui les entourent, et des surfaces de moindre résistance qui sont les surfaces occupées par les cellules en dégénérescence, au cytoplasme fluide et vacuolaire; la basale est alors profondément échancrée. Les cellules des nids et les cellules jeunes sont solidement fixées sur la basale, rien ne le montre mieux que les coupes d'intestin fixé au Duboscq-Brasil, réactif qui détache de la vitrée toutes les cellules âgées mais laisse en place les nids et les éléments jeunes qui les environnent.

Les muscles poussent au devant d'eux les massifs cellulaires destinés à disparaître, pendant que de chaque côté de ces derniers s'étendent, en éventail, les jeunes éléments au cytoplasme homogène. La partie basale des cellules dégénérées est considérablement étirée, le cytoplasme passe dans la partie apicale qui gonfle en le recevant.

Ensuite les muscles se détendent, les bouquets de cellules dégénérées demeurent suspendus, pris entre les bords des éventails voisins (fig. 45), et le retrait de la basale entraîne la rupture, dans leurs parties basses, des membranes cellulaires dont persistent des lambeaux.

Peut-être plusieurs contractions successives sont-elles nécessaires pour obtenir ce résultat.

Il ne paraît pas, au moins à notre connaissance, que les cytologistes aient soupçonné ce phénomène. Cependant quelques-uns ont noté que les nids pouvaient faire saillie dans la cavité générale. M^me^ Hufnagel, en particulier, signale, dans les nymphes de six à sept jours d'*Hyponomeuta padella*, quand le nouvel intestin remplace l'intestin larvaire, que les petites cellules basales du nouvel épithélium en cours de prolifération depuis trois ou quatre jours forment des amas qui débordent dans la cavité générale. Ces amas sont entourés de cellules âgées dont la sécrétion a cessé depuis le deuxième jour de la vie nymphale. Dans son dessin (fig. XLI, p. 132), elle ne figure

pas les muscles; cependant nous sommes en présence d'un épithélium dont la disposition rappelle notre figure 44.

Peut-être les faits que nous signalons chez *Dilta littoralis* se retrouveront chez tous les Insectes, aussi bien pendant les rénovations partielles que pendant les totales, et leur fréquence sera-t-elle une preuve du bien-fondé de l'hypothèse que nous avons formulée à leur sujet.

V. — LE FONCTIONNEMENT DES NIDS DE CELLULES DE REMPLACEMENT

Nous avons déjà insisté sur les deux aspects différents présentés par les nids au cours des rénovations continues et partielles. Les uns — nids en éclosion — sont entourés de cellules jeunes, au cytoplasme homogène basophile, qui entrent dans le cycle sécrétoire et qui sont à des stades d'autant plus avancés qu'elles se situent le plus loin de l'axe du nid. Les autres — nids stables — sont entourés de cellules ayant terminé leur cycle, les plus dégénérées étant les plus proches du nid (comme dans le cas cité par M^me^ Hufnagel, *cf.* plus haut).

Dans ces deux catégories d'îlots cellulaires, on peut toujours trouver des initiales en division, généralement une mitose par nid (fig. 47).

Mais au moment de la rénovation totale qui précède de peu la mue cuticulaire, quand toutes les cellules âgées des cœcums gastriques sont atteintes par la lyse et quand celles de la partie antérieure de l'intestin moyen sont expulsées en masse, les nids sont en proie à une crise mitotique extraordinaire. C'est l'époque la plus favorable pour étudier l'histogénèse de l'épithélium, comme Tchang Yung Taï (1926) l'avait déjà indiqué.

Nous ne traiterons pas en détail de l'histogénèse chez *Dilta*, nous bornant à l'étude de certains faits qui se passent dans les nids.

Pour saisir les épithéliums en état de rénovation totale, il faut fixer les *Dilta* au moment où ils prennent une teinte uniformément claire, qui est celle de la cuticule commençant à se détacher de l'hypoderme et perdant les écailles. L'examen histologique nous apprend qu'à ce stade l'hypoderme subit un rajeunissement débutant par le rejet, dans la cavité générale, des noyaux pycnotiques des cellules dégénérées, noyaux qui

sont phagocytés après avoir été fragmentés. En même temps les grosses cellules formatrices des écailles dégénèrent.

Les initiales des nids :

La plupart des auteurs admettent que le nid est constitué aux dépens d'une seule initiale centrale, mère de toutes les cellules de l'îlot.

Tchang Yung Taï (1929), qui a fait une minutieuse étude de cette question dans son travail sur *Galleria,* note que les

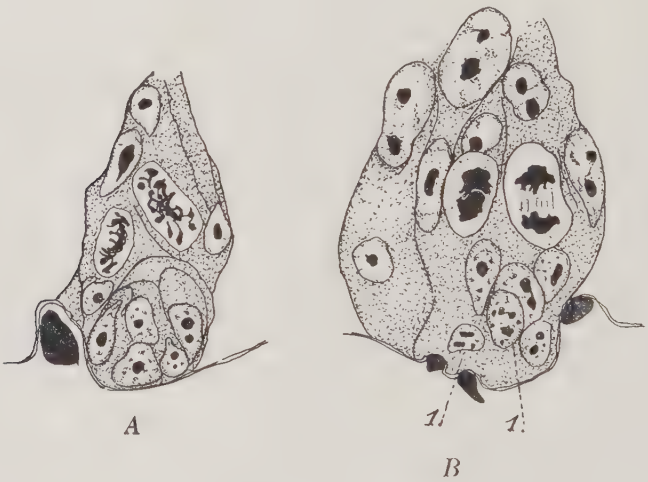


Fig. 46. — *A* et *B*. Nids montrant deux cinèses dans leur sein. En *B*, deux noyaux qui gardent leur caractère embryonnaire *(1)*.

Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 825 x 3/4.

mitoses s'effectuent toujours contre la basale, au centre du nid, le fuseau ayant une direction variable. Il écrit (p. 118) : « Sur des milliers de préparations examinées attentivement, nous n'avons jamais trouvé une seule figure caryocinétique parmi les éléments extérieurs au nid. » « Dans chaque nid il n'y a qu'une seule cellule initiale, centrale, qui ait le pouvoir de se diviser, les autres éléments en étant dépourvus. Ces derniers sont donc des cellules épithéliales indifférenciées, destinées à se développer en cellules fonctionnelles. » Il a bien observé, mais rarement, pendant des rénovations (fig. XVIII, *B*), des nids renfermant deux figures de mitoses, côte à côte;

il admet dans ce cas que l'initiale donne deux cellules ayant le pouvoir de se diviser.

Tchang Yung Taï cite les travaux de Rengel, Deegener et Rungius, qui chez les Coléoptères figurent plusieurs mitoses au sein d'un nid; il en déduit que les nids de l'intestin des Coléoptères sont équivalents, chacun, à un groupe de nids de *Galleria*.

Chez *Dilta*, nous noterons que les membranes cellulaires ne sont pas perceptibles autour des tout jeunes éléments. On a l'apparence d'un syncitium; peut-être même — comme nos observations inédites sur l'origine des corps inclus nous permettent de le croire — existe-t-il réellement : les jeunes noyaux seraient plongés dans une masse syncitiale, les membranes n'apparaissent nettement que lorsque l'histoblaste rejoint les bords du nid.

Si l'on s'en tient à l'observation des nids pendant les rénovations partielles, on pourrait conclure que l'initiale est unique, il n'y a en effet qu'une seule division (fig. 47). Mais au cours des rénovations totales les choses se passent autrement, presque tous les nids contiennent deux figures de mitose (fig. 46, *A;* 46, *B*). Ils auraient donc tous une valeur double en admettant l'hypothèse de Tchang Yung Taï. Mais pourquoi simplement au moment des rénovations totales et non au moment des rénovations partielles ? L'existence d'au moins deux initiales nous paraît plus probable, nous tenterons plus tard d'expliquer pourquoi elles sont amenées à fonctionner en plus grand nombre pendant les rénovations totales.

Fait curieux, indiquant sans doute une interdépendance physiologique des initiales d'un même nid, les deux divisions sont synchroniques. Nous avons figuré en 46, *A* les deux métaphases dans un nid d'un cœcum et en 46, *B* les deux anaphases dans un nid de la partie antérieure du mésentéron. Les directions des fuseaux varient, ils sont à peu de chose près perpendiculaires dans la figure 46, *B* où la division de gauche est presque en vue polaire.

Alors que dans les jeunes nids les initiales sont proches de la basale (fig. 47), dans les nids mieux fournis elles sont placées au sommet d'un amas d'histoblastes aux noyaux dépourvus de nucléole ou bien possédant un ou deux nucléoles de petite taille (fig. 46, *A* et 46, *B*). Les initiales n'étant plus en position basale, il nous faut admettre qu'elles lâchent au-dessus et au-dessous d'elles les éléments auxquels elles

donnent naissance. Les cellules supérieures et latérales prennent rapidement le facies de cellules se développant en éléments différenciés et fonctionnels, tandis que les inférieures gardent le caractère d'histoblaste; parmi elles certaines ont un noyau dépourvu de nucléole (fig. 46, *B*). Ces dernières constituent peut-être une réserve d'initiales destinées à remplacer les initiales épuisées.

Cette hypothèse est en accord avec l'opinion de certains de nos devanciers. Rengel (1896), chez *Tenebrio molitor*, pensait que des deux cellules-filles issues de la division de l'initiale, la distale pouvait elle-même devenir une initiale et l'autre évoluer en cellule épithéliale normale. Verson (1905) admet que, chez *Bombyx mori*, les cellules des nids, en dehors de l'initiale, peuvent se multiplier pendant les premiers stades de leur vie, avant d'avoir entrepris le cycle sécrétoire. Pour Hollande (1927), chez l'Orthoptère *Orthacanthacris ægyptia*, certaines cellules du nid peuvent se différencier et se substituer à l'initiale défaillante. Cette transformation s'opérerait par émission dans le cytoplasme de grains fuchsinophiles contenus dans le noyau.

Fig. 47. — Un nid pauvre en cellules avec une seule cinèse.

Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 825 x 3 4.

Ainsi donc l'étude des figures de cinèse dans les nids de *Dilta littoralis* nous force à abandonner la théorie de l'initiale unique, nous devons croire à l'existence de plusieurs initiales : les unes demeurent en sommeil pendant que les autres (une ou deux à la fois au maximum) se divisent activement et constituent une réserve de cellules destinées à évoluer en cellules sécrétrices quand le nid entrera dans la phase d'éclosion.

De plus, la place des initiales en division, au-dessus d'un massif de très jeunes cellules, va nous permettre de donner une explication à la présence de cellules dégénérées au pied des nids en période de stabilité.

Notre théorie des mouvements des cellules épithéliales sur la membrane basale

Notre théorie fait intervenir deux mouvements différents, mais simultanés, pour rendre compte de la présence de cellules âgées autour des nids stables.

a) Les nids — nous avons déjà eu l'occasion de le mentionner — sont solidement fixés sur la basale.

Parfois, de deux nids voisins, l'un peut être stable et l'autre en éclosion, tandis qu'en d'autres cas des couples de nids évoluent dans le même sens (fig. 35 et 37). Cela dépend de l'orientation de la coupe.

Reprenons la figure 35. Il paraît peu probable que les cellules *4*, plus jeunes que celles qui les bordent, appartiennent à la lignée des nids *N. 1* ou *N. 2*, elles sont enchâssées au milieu d'éléments issus de ces nids et déjà avancés dans leur cycle.

Les nids étant grossièrement disposés aux quatre coins d'un quadrilatère (voir la figure 35 du mémoire d'Oudemans [1887] pour *Petrobius maritimus*), nous pouvons concevoir que deux nids opposés, aux extrémités d'une diagonale, après avoir constitué leur réserve cellulaire, entrent en éclosion. Les cellules s'écartent de l'axe du nid, grossissent et s'insinuent entre les éléments âgés issus des nids situés aux extrémités de l'autre diagonale (fig. 35). Ces derniers éléments, après avoir excrété, entrent en dégénérescence, sont repoussés et viennent mourir au pied des nids qui leur avaient donné naissance, nids appauvris, en période de stabilité et qui reconstituent, comme en témoignent les mitoses, leur réserve cellulaire. Par la suite le même mouvement peut se produire dans un plan perpendiculaire au premier. Ainsi dans la partie centrale du quadrilatère se trouverait une zone n'appartenant en propre à aucun nid, mais qui serait tour à tour occupée par des cellules de lignées différentes.

Il va sans dire que dans la réalité les mouvements auxquels nous faisons appel n'auraient pas l'allure schématique que nous leur avons accordée pour la facilité de l'exposition.

b) Nous allons trouver une deuxième explication dans la possibilité de migration d'une ou de plusieurs initiales des nids,

Tchang Yung Taï n'admet pas cette migration. Pour lui, chez *Galleria,* l'initiale est permanente, elle ne subit aucun remplacement. La place du nid est immuable, le nouveau nid se reformant exactement au même endroit que le précédent. Il en découle que le nombre des nids demeure le même.

Il est cependant obligé d'admettre que, par un processus qui lui échappe, de nouvelles initiales s'ajoutent aux premières. Il a effectué des numérations de nids sur l'intestin de la chenille de *Galleria.* Sur une coupe de 6 μ d'épaisseur prise au milieu de l'intestin moyen, le nombre des nids peut croître et décroître dans de grandes proportions. Il note, sur une chenille de six semaines, quinze nids, quatre-vingts sur une chenille de trois semaines, cent vingt à cent cinquante sur la chenille immobile, quatre-vingts à cent deux jours avant la mue nymphale.

Nous ne savons pas si pendant la vie de *Dilta,* il y a pareille oscillation dans le nombre des nids. Une telle recherche sur les stades larvaires nous aurait obligé à des numérations longues, parce que les nids ne sont pas nombreux sur une coupe et qu'ils sont très inégalement répartis; il faudrait prendre en ligne de compte la totalité des nids du tube digestif.

Nous avons vu que, dans les nids en pleine crise mitotique, au cours des rénovations totales, un certain nombre de noyaux sont accumulés entre les initiales en division et la membrane basale. Quelques rares noyaux gardent un caractère embryonnaire (nombreux grains de chromatine et absence de nucléole) pendant que d'autres possèdent un ou deux nucléoles, ils appartiennent à des cellules qui vont entreprendre leur cycle sécrétoire et s'éloigner du nid.

A un moment donné les mitoses cessent ou tout au moins deviennent plus rares. Quelle est la cause déterminante de cet arrêt ? Très probablement, quand les éléments de bordure du nid acquièrent, avant leur cheminement sur la basale, une taille suffisante, ils constituent une enveloppe solide qui comprime les initiales. La compression est un facteur mécanique capable d'empêcher les cellules douées d'un potentiel de division de manifester ce potentiel. Tout récemment Champy, Laveran et Marquez (1939), dans des recherches sur les régénérations de testicules après castration incomplète chez les Oiseaux, ont montré que « lorsqu'il a été laissé de très petits fragments qui se sont trouvés emprisonnés dans des brides conjonctives, lorsque surtout, au cours d'opérations itératives,

on a essayé de brûler au galvanocautère des résidus testiculaires, sans y réussir complètement, créant ainsi des cicatrices scléreuses, il arrive souvent que la spermatogénèse soit nulle ou incomplète » (p. 410). Dans les cas de spermatogénèse nulle, il y a des cellules d'un type particulier qui croissent sans se multiplier. Mais quand « un groupe important de cellules échappe à la compression des brides conjonctives, la spermatogénèse y apparaît » (p. 410).

Lorsque les divisions cessent dans les nids de *Dilta,* quelques cellules sous-jacentes peuvent se développer en cellules sécrétrices, elles grandissent, s'écartent de l'axe du nid et peuvent pousser au devant d'elles une ou plusieurs initiales qui rejoignent la basale quand les cellules renflent leur partie apicale. A tous moments, il nous est permis de voir (fig. 41), sur la vitrée, des noyaux *(n.)* à caractère de jeunesse entourés de très peu de cytoplasme, isolés ou par petits groupes à la base des cellules en évolution, et que nous interprétons comme noyaux d'initiales qui vont édifier un nouveau nid — nid stable susceptible d'être englobé, au début de sa formation, par des cellules en dégénérescence.

Ce phénomène que nous pourrions appeler « repiquage des nids » ne serait peut-être pas spécial à *Dilta;* il aurait l'avantage d'attribuer une cause à l'augmentation du nombre des nids dans l'épithélium intestinal d'Insectes comme *Galleria.*

VI. — PASSAGE ENTRE MÉSENTÉRON ET PROCTODEUM

A l'approche de l'ouverture des tubes de Malpighi les cellules de l'intestin moyen deviennent très hautes, se pressent les unes contre les autres et forment une collerette pylorique (*COL.,* fig. 48 et 49).

L'épithélium proctodéal commence dès la collerette, il est bas, la face apicale porte une intima chitineuse. Puis les cellules s'élèvent brusquement et constituent un bourrelet (*BOUR.,* fig. 48 et 49) qui est le point de départ des replis épithéliaux. Les cellules du bourrelet ont leur intima armée de denticules. Extérieurement, la musculature se renforce d'un sphincter *(SPH.)* au niveau du bourrelet qui se présente, sur les coupes, tantôt dirigé en avant, tantôt en arrière; nous pensons qu'il pousse la gaine péritrophique (*P.,* fig. 49) qui

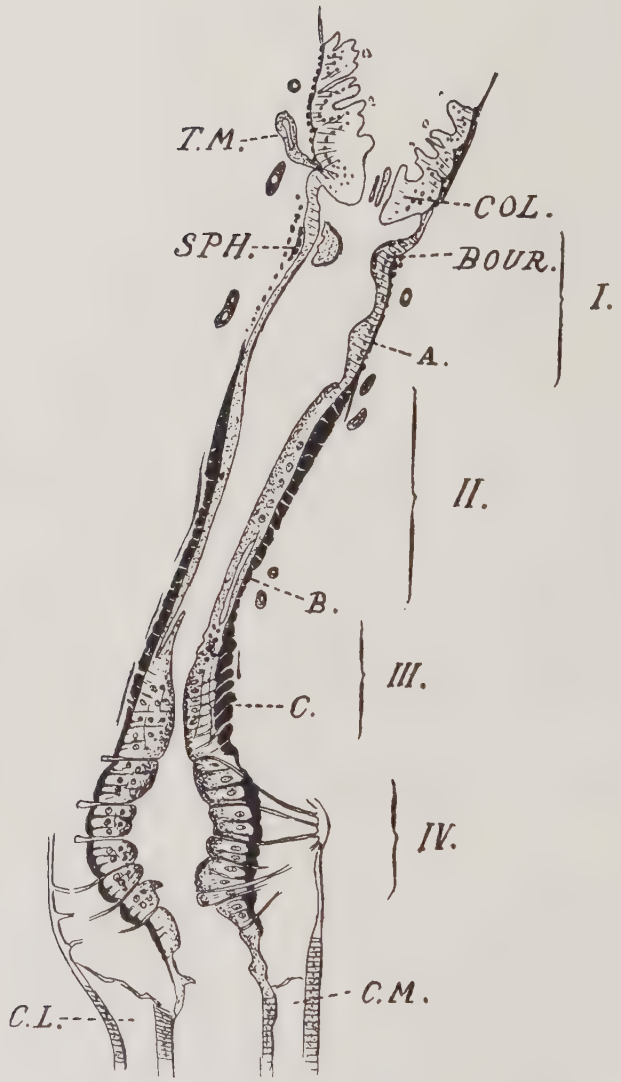


Fig. 48. — Une coupe de l'intestin postérieur.

T. M., tube de Malpighi. — *COL.*, collerette pylorique. — *BOUR.*, bourrelet. — *SPH.*, sphincter. — *C. M.*, coupe du cerque médian. — *C. L*, coupe d'un cerque latéral. — *I.*, *II.*, *III*, *IV.*, indiquent les quatre parties de cette portion du tube digestif.
Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 40.

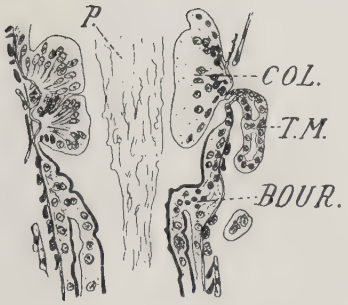


Fig. 49. — La collerette pylorique et le début du proctodeum.

Même notation que sur la fig. 48. *P.*, tube péritrophique.
Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 150 x 1/2.

contient les boules de fèces. Il joue sans doute le rôle des valvules anales de quelques Insectes (voir Wigglesworth, 1939).

Les tubes de Malpighi débouchent à la partie postérieure de la base de la collerette. Leur ouverture est difficile à apercevoir, ils sont fortement rétrécis, ils se recourbent près de leur base. Le massif cellulaire de la collerette déborde légèrement vers l'arrière, entre les tubes, de telle sorte que ceux-ci, sur certaines coupes, paraissent déboucher dans la collerette même.

L'intima chitineuse commence dès l'ouverture des tubes de Malpighi, montrant ainsi que ces derniers marquent la fin de l'intestin moyen.

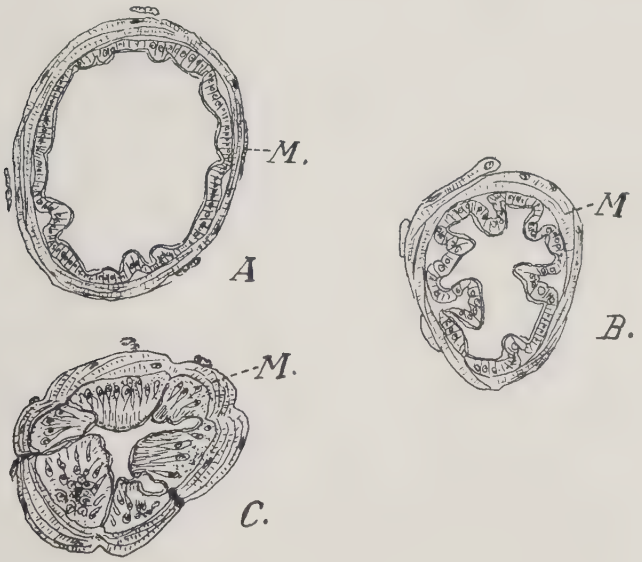


Fig. 50. — Trois coupes de l'intestin postérieur prises aux niveaux marqués *A.*, *B.*, *C.* dans la figure 48.

M., muscles circulaires.
Fix. Nawaschin. — Col. hémat. Regaud. — G. 60.

VII. — L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Des coupes longitudinales (fig. 48) nous permettent de distinguer quatre régions dans l'intestin postérieur :

1° Dans la partie antérieure *(I)*, qui débute dès l'ouverture des tubes de MALPIGHI, les fibres musculaires circulaires sont peu développées, sauf au niveau du sphincter, et les replis épithéliaux sont peu accusés (coupe 50, *A*) ;

2° Ensuite la couche musculaire devient plus épaisse *(II)*, les faisceaux sont plus gros, disposés perpendiculairement à la basale, et les replis sont plus développés, au nombre de six (nombre commun à tous les Insectes) (coupe 50, *B*) ;

3° Puis *(III)* les replis remplissent presque entièrement la lumière du tube (coupe 50, *C*), les faisceaux musculaires sont épais et obliques par rapport à la basale;

4° Enfin le tube se termine par une ampoule rectale *(IV)* suspendue par de fins muscles prenant naissance sur l'intima et allant à la paroi tergale et à la paroi sternale du dernier segment abdominal.

VIII. — LA CYTOLOGIE DE L'EPITHELIUM DE L'AMPOULE RECTALE

Les muscles suspenseurs de l'ampoule qui s'insèrent sur l'intima chitineuse délimitent des paquets de cellules en nombre variable selon les coupes. Ces cellules sont très hautes (fig. 51) et ont une structure que nous allons étudier.

Fixation au DUBOSCQ-BRASIL, *coloration à l'hématéine-éosine* (fig. 51).

Le cytoplasme des cellules est différencié en deux régions : région hyaloplasmique occupant le centre et région pariétale parcourue par de fines fibrilles dont nous connaîtrons mieux la disposition à l'aide d'une autre technique. Les membranes intercellulaires sont imprécises au milieu des fibrilles.

Le noyau de la cellule se divise par amitose (noyau 2) et dès la division un noyau-fils commence à dégénérer, mais avant sa disparition complète il est remplacé par un autre. La cellule est ainsi toujours pourvue de deux noyaux juxtaposés.

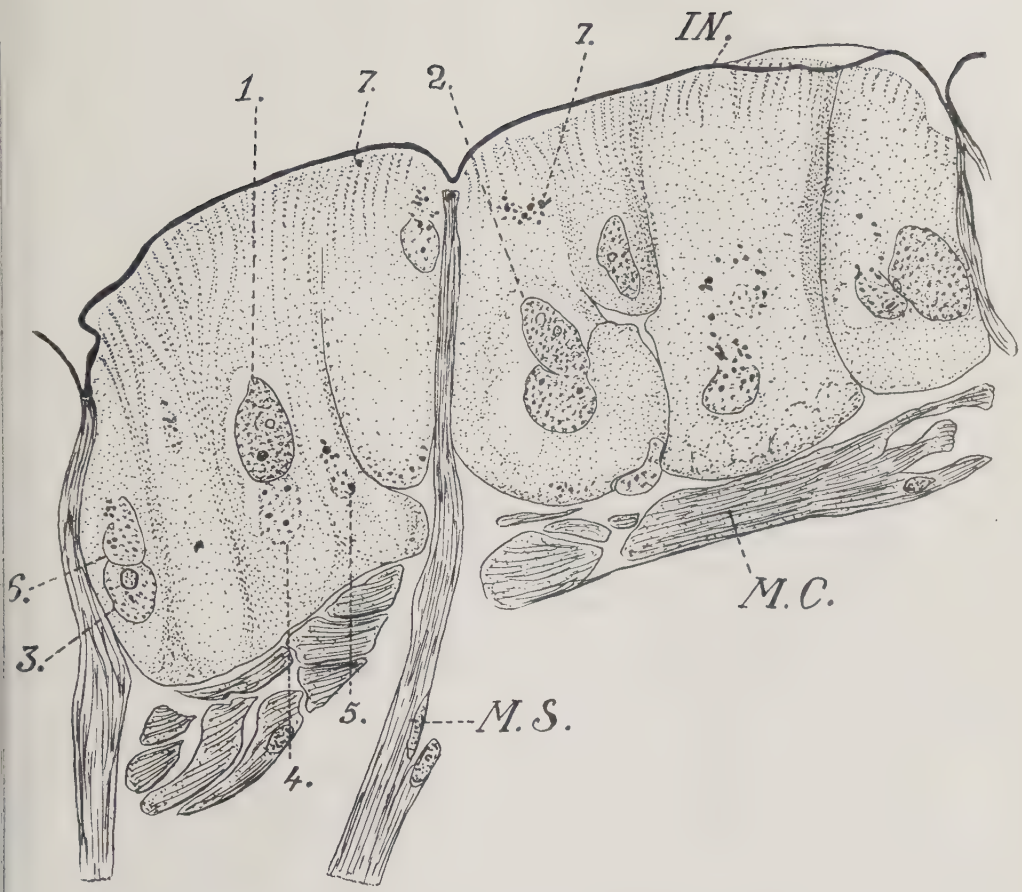


Fig. 51. — Coupe de deux massifs cellulaires de l'ampoule rectale. *1* et 2, noyaux jeunes. — *3*, *4*, *5*, *6*, noyaux en dégénérescence. — *7*, grains cristalloïdes répandus dans le cytoplasme.

IN, intima. — *M. C.*, couche des muscles circulaires. — *M. S.*, muscle suspenseur de l'ampoule.
Fix. Duboscq-Brasil. — Col. hématéine-éosine. — G. 580.

Les noyaux jeunes sont les plus gros, très basophiles (comme d'ailleurs les noyaux qui entrent en division). Ils sont remplis d'un très grand nombre de très petits grains de chromatine (noyau *1*). L'appareil nucléolaire est constitué par une ou deux sphères éosinophiles (ne prenant pas le Feulgen)

entourées d'une couche de chromatine ou coiffées de deux calottes opposées.

Dans les noyaux plus âgés (noyau *3*), les grains de chromatine deviennent moins nombreux, se colorent moins bien, le suc nucléaire s'éclaircit, mais le ou les nucléoles grossissent, ils peuvent atteindre une taille double de celle qu'ils avaient précédemment. Parmi les grains de chromatine apparaissent de nombreux petits cristalloïdes éosinophiles; les plus gros, par un phénomène de réfraction bien connu, ont un contour plus sombre que le centre. Nous n'avons pas pu déterminer si dans le noyau plus jeune existaient de pareils corpuscules.

Ensuite (noyau *4*) la membrane nucléaire s'estompe, le noyau devient très clair, très souvent il est contenu dans une vacuole. Les grains de chromatine se raréfient de plus en plus, mais les cristalloïdes subsistent.

Finalement il ne reste du noyau (noyau *5*) que les grains cristalloïdes et quelques grains de chromatine. Puis le tout disparaît en place.

Ordinairement, dans une cellule, un noyau garde ses caractères de jeunesse pendant que l'autre dégénère, mais il peut arriver (noyaux *3* et *6*) que les deux à la fois soient frappés de dégénérescence, peut-être la cellule elle-même va-t-elle dans ce cas disparaître.

Mais nous insisterons sur autre chose. Dans la portion de coupe que nous avons dessinée, tandis que les noyaux jeunes gardent leur membrane intacte, certains, en cours de dégénérescence, éclatent et, par l'orifice créé dans la membrane, jettent dans le hyaloplasme les grains de chromatine et les cristalloïdes que nous pouvons retrouver très loin du noyau *(7)*. Il y a là un artefact produit par la fixation et le passage du rasoir. Si, en effet, nous examinons la partie opposée de l'ampoule, nous constatons que le semis de grains n'est plus en direction du pôle apical mais en direction de la basale, nous trouvons des grains cristalloïdes jusqu'au milieu des muscles circulaires, même dans la cavité générale, le rasoir ayant entraîné le plus loin les parties les plus résistantes.

Dans ces conditions, nous ne pouvons pas affirmer, pour les cellules vivantes, qu'il y ait rejet dans le cytoplasme, par le noyau, de grains cristalloïdes où cependant leur présence ne pourrait nous étonner. Poisson (1939) a trouvé en effet, pendant l'été, dans le cytoplasme des grandes cellules à épi-

théliofibrilles de la partie antérieure du proctodeum de la Nèpe cendrée, de gros organites fusiformes, aciculaires, dont la forme rappelle celle d'un petit Nématode. Ces éléments fuchsinophiles et éosinophiles sont des cristalloïdes, de nature protéique, dit l'auteur.

Des éléments de même forme et de même dimension se trouvent dans le noyau et Poisson les a vus se former à partir d'une inclusion voisine du nucléole. Dans certaines coupes les cristalloïdes percent la paroi nucléaire et passent dans le cytoplasme. *In vivo* le phénomène n'est pas observable; l'auteur, rappelant que les rhabdites des Turbellaridés Polyclades prennent naissance aux dépens des noyaux dégénérés (Prenant), se prononce néanmoins en faveur de l'origine nucléaire des cristalloïdes contenus dans le cytoplasme chez la Nèpe cendrée.

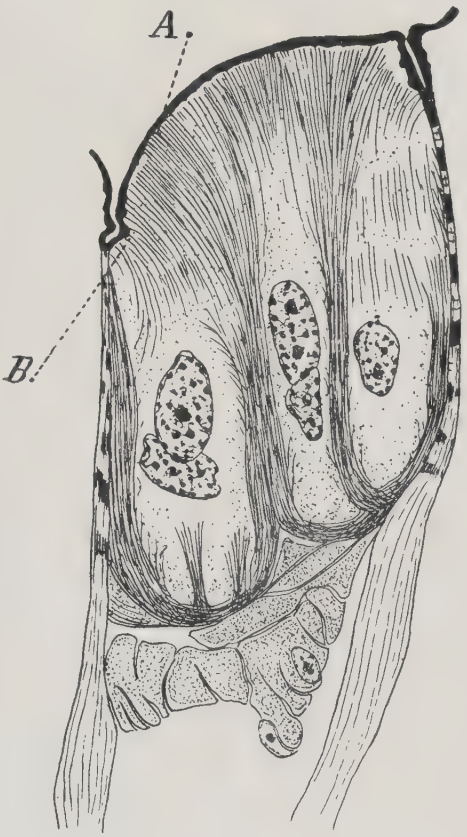


Fig. 52. — Coupe d'un massif cellulaire de l'ampoule rectale.
A et *B*, parties apicales où les fibrilles atteignent l'intima chitineuse.

Fix. Nawaschin. — Col. hématoxyline Regaud. — G. 580.

Léger et Duboscq (1889) ont trouvé des cristalloïdes dans les noyaux des cellules de l'intestin moyen de *Gryllomorpha dalmatina* et de *Gryllus domesticus;* ils ne les ont pas vus ailleurs que dans le noyau.

Il nous semble que la question des cristalloïdes dans le cytoplasme demeure entière et nous ne prendrons pas parti.

Fixation au Nawaschin *et coloration à l'hématoxyline* Regaud (fig. 52).

Ce procédé est excellent pour l'étude des fibrilles cytoplasmiques. La chromatine se condense en amas plus gros qu'au Dubosq-Brasil, les nucléoles apparaissent sous la forme de sphères sidérophiles. Les extrusions nucléaires sont moins fréquentes que dans la fixation précédente. Dans chaque cellule les fibrilles forment une couche corticale dense à la partie basale et sur les côtés elles s'épanouissent dans la zone apicale.

Chez les Hémiptères aquatiques cryptocérates, Poisson (1924, 1939) a décrit des cellules à structure identique dans la partie antérieure du proctodeum. Chez ces insectes, les fibrilles sont plus uniformément réparties dans la cellule et ne constituent pas une écorce comme chez *Dilta*. La portion hyaloplasmique est réduite, chez les Hémiptères, à une coiffe située au-dessus du noyau.

Pour Poisson, les fibrilles n'atteignent pas l'intima chitineuse; nous ne sommes pas de son avis, au moins en ce qui concerne *Dilta*. Pendant la fixation, le cytoplasme se rétracte, la couche chitineuse, surtout quand elle est âgée, deshydratée, dure, se rétracte beaucoup moins et se détache de la face apicale des cellules. Après fixation au Duboscq-Brasil, c'est très net, les fibrilles n'atteignent pas l'intima, mais nous remarquons aussi que certains muscles suspenseurs en sont détachés (fig. 51). Après fixation au Nawaschin, et surtout si l'on a pris un insecte à chitine molle, qui vient de muer (fig. 52), on peut trouver des fibrilles encore fixées à la couche chitineuse *(A.)*. Si l'on examine la coupe près de l'insertion des muscles suspenseurs *(B.)*, là où l'intima est entraînée par la rétraction du muscle, l'insertion des fibrilles sur la cuticule ne fait aucun doute.

Pas plus que Poisson, nous ne pouvons soupçonner le rôle des fibrilles. Elles sont homogènes; tout au plus, dans certaines portions il nous est permis d'apercevoir une structure moniliforme, mais nous ne pouvons les considérer comme des myofibrilles.

IX. — RÉSUMÉ

1° D'après l'étude du noyau et des aspects présentés par le cytoplasme, nous pensons que les cellules des cœcums gastriques et de la partie antérieure de l'intestin moyen dégénèrent rapidement après avoir excrété leurs produits.

2° Dans les cœcums gastriques, l'excrétion se fait par déhiscence de la membrane apicale et la cellule dégénère sur la basale.

3° Dans la partie antérieure du mésentéron, l'excrétion se manifeste par l'émission de vésicules, signes de la dégénérescence de la cellule (selon Tchang Yung Taï), mais qui servent de véhicules aux produits sécrétés. Les cellules dégénérées sont rejetées dans la lumière intestinale et nous croyons que la musculature circulaire joue un rôle primordial dans le mécanisme du rejet.

4° Pendant les rénovations périodiques et totales, les nids présentent une activité mitotique très grande, qui se ralentit pendant les rénovations continues et partielles. Au cours de ces dernières nous avons montré que l'épithélium contenait deux sortes de nids : les uns — nids stables — reconstituent leur réserve cellulaire et peuvent être entourés de cellules dégénérées; les autres — nids en éclosion — toujours environnés de jeunes cellules qui s'éloignent d'eux pour accomplir leur cycle sécrétoire. Une périodicité, sans doute du même ordre, a été décrite chez quelques Coléoptères présentant une sécrétion holocrine (voir Wigglesworth, 1939).

5° Chez *Dilta,* dans chaque nid, il y a au plus deux initiales qui décèlent leur présence pendant les rénovations totales, mais nous devons admettre qu'il y en a d'autres en sommeil, reconnaissables à leur noyau. Les processus de la division des deux initiales sont synchrones.

6° Dans les jeunes nids, l'initiale se divise toujours près de la basale; mais quand le nid s'enrichit et que les mitoses sont fréquentes, les divisions arrivent à se faire au-dessus d'un massif de cellules dont certaines, au noyau pourvu d'un nucléole, vont se développer en cellules sécrétrices, tandis que d'autres que nous considérons comme initiales en réserve gardent un noyau à caractère embryonnaire.

7° Nous avons admis que les zones situées entre les nids

peuvent être successivement occupées par des cellules de lignées différentes obéissant à une sorte de mouvement de flux et de reflux. Le flux éloigne les cellules des nids et correspond à la phase de sécrétion et d'excrétion; le reflux correspond à la phase de dégénérescence des cellules qui, sous la poussée de jeunes cellules d'une autre lignée, reviennent autour du nid.

8° Les cellules de l'ampoule rectale de *Dilta littoralis* ont la même structure que celles de la partie antérieure du proctodeum des Hémiptères aquatiques cryptocérates (Poisson). Le noyau de ces cellules élabore des grains cristalloïdes. Les fibrilles cytoplasmiques s'insèrent sur l'intima chitineuse, contrairement à ce qu'affirme Poisson pour les Hémiptères aquatiques.

CHAPITRE IV

LA SPERMATOGÉNÈSE

I. — TECHNIQUE

Bien que la dissection de l'appareil génital soit chose relativement aisée, nous avons préféré fixer *in situ* les testicules de *Dilta littoralis*.

Les trois paires de testicules fonctionnent simultanément pendant tout l'été et pas seulement au printemps comme ceux de *Thermobia domestica* (Charlton, 1921). Elles occupent une grande place dans la partie supérieure du thorax. Nous avons sectionné la tête des insectes préalablement anesthésiés par l'éther. En les plongeant rapidement dans le fixateur, on obtient d'excellentes préparations.

Les coupes doivent être menées parallèlement au plan sagittal; de cette manière, on obtient de longues tranches de testicules, presque parallèles à l'intestin, comprenant un grand nombre de cystes, ce qui rend la sériation des stades plus aisée.

Quand les trois paires de testicules sont fixées après dissection, à la suite du passage dans le xylol, on en perd un certain nombre au cours des changements de bains de paraffine à cause de leur transparence, et les coupes, orientées dans des sens quelconques, sont d'ailleurs bien plus longues à étudier que celles obtenues par le premier procédé.

Comme fixateur de choix, nous avons employé le Nawaschin, agissant pendant vingt-quatre heures. Bien qu'on l'ait accusé de produire des empâtements, il nous a permis, tout au long de la spermatogénèse, de saisir la structure du noyau, notamment pendant le stade postsyndétique où nous avons pu mettre en évidence des faits que Charlton et Bowen n'ont pas aperçus chez *Thermobia*.

Une grande partie de la spermatogénèse peut être étudiée

par la méthode des coupes, mais dès que la spermatide commence à s'allonger il faut s'adresser aux frottis. Ceux-ci ont été fixés pendant quatre heures au Nawaschin pour l'étude du noyau, au Tupa pour l'étude du chondriome.

Nous avons coloré les coupes, comme pour l'étude de l'épithélium intestinal, à l'hématoxyline Regaud seule.

Le nucléole, qui pendant la prophase de maturation du spermatocyte I atteint la même grosseur et prend la même forme que l'hétérochromosome, a été différencié par la méthode nucléale de Feulgen selon les indications données par Verne (1927) et Lison (1936). Après fixation au Nawaschin, l'hydrolyse, dans l'acide chlorhydrique porté à 60°, doit être poursuivie pendant vingt-cinq minutes.

Lorsque, dans la légende des dessins (effectués à la chambre claire Spencer, le papier à la hauteur de la platine), le grossissement n'est pas indiqué, il est de 1.500.

Les coupes ont une épaisseur de 4 et de 6 μ.

II. — DÉFINITION DE QUELQUES TERMES

La structure du chromosome, d'après les données récentes des cytologistes, Heitz (1935), Naville (1937), Kostoff (1939), peut se décrire comme suit :

Le chromosome est constitué par une masse fondamentale, la *matrix* ou *kalimma*, à l'intérieur de laquelle se trouve un filament, le *chromonema* ou *chromatide*. Les chromonemas consistent en une alternance de *chromomères* ou *chromioles*, habituellement colorables, unis par des fibrilles peu colorables. Les chromomères correspondraient aux points de condensation de l'acide nucléinique. Ils peuvent s'agréger à des moments divers.

Nous donnerons le nom de *préméiose* (Guyénot et Naville) à l'ensemble des stades typiques qui réalisent la longue prophase particulière de la méiose.

Ces stades ont reçu parfois des noms différents et il nous semble que nous ne pouvons mieux faire que de les désigner, à l'exemple de Favrelle (1934), sous les vocables suivants :

Stade *leptotène* (De Winiwarter) : le noyau est occupé par des filaments grêles et simples;

Stade *zygotène* (Grégoire) : les filaments chromatiniens s'accolent deux à deux;

Stade *amphitène* (Jannsens, Bělar) : il précède le zygotène et les filaments sont simples (non encore couplés), ou doubles quand la zygoténie est accomplie par endroits;

Stade *pachytène* (De Winiwarter) : les filaments deviennent épais et sont simples;

Ensuite les filaments se dédoublent, ils peuvent simplement se séparer (stade *diplotène* de De Winiwarter) ou bien, cas le plus général, ils s'enroulent l'un autour de l'autre (stade *strepsitène* de Dixon).

En plus de cela, l'ensemble des chromosomes peut présenter des mouvements de contraction ou *synizesis* (c'est le *synapsis* d'un certain nombre d'auteurs).

Nous réserverons le nom de *synapsis* à la conjugaison des chromosomes.

A certains stades de la préméiose, les filaments chromatiniens montrent une orientation ou *centrotaxie* plus ou moins accusée selon les cas. A son maximum de netteté, quand les chromosomes ont leurs deux extrémités, ou une seule, dirigées vers une même zone de la surface nucléaire, le noyau présente une structure élégante, dite « en bouquet » (Eisen).

Les associations de chromosomes deux à deux constituent les *gemini*, que nous rencontrons pendant une grande partie de la préméiose. Dès avant la première division de maturation, les gemini deviennent des groupes spéciaux : les *tétrades* formées chacune par deux *dyades*. Les tétrades appartiennent au stade de la *diacinèse* (Haecker).

Entre le stade strepsitène et la diacinèse, le noyau du cyte I peut prendre l'aspect d'un noyau au repos pendant une période plus ou moins longue, que nous nommerons *stade postsyndétique*.

Anachromase et *catachromase*. — Il s'agit là d'une terminologie de Vejdovsky, employée par De Litardière (1921) pour l'étude des Filicinées et reprise par Kowalski (1925) dans son étude sur les cinèses spermatogoniales chez deux Orthoptères *(Acrotylus insubricus* et *Stenobothrus vagans)*.

Pour Kowalski (p. 10), *catachromase* et *anachromase* indiquent « les phénomènes de désintégration et d'intégration qui se déroulent dans les chromosomes à la télophase et à la prophase ».

Nous emploierons ces termes dans la description du noyau du spermatocyte I, pendant le stade postsyndétique, mais

faisons remarquer que, tandis que l'anachromase, caractérisée par une accentuation de la chromophilie du chromosome, indique une reconstruction de celui-ci, la catachromase, perte de chromophilie, n'implique pas, tout au moins dans la morphologie du chromosome, une désintégration des éléments constituants. Ces remarques, qui ne sont valables que pour le cyte I de *Dilta*, pris strictement pendant la période particulière du stade postsyndétique, se préciseront d'elles-mêmes dans la description du stade en question.

III. — ANATOMIE DE L'APPAREIL GÉNITAL MALE ET STRUCTURE DU TESTICULE

L'anatomie des organes génitaux mâles de *Dilta littoralis* rappelle en tous points celle de *Machilis maritima (Petrobius maritimus)* décrite par Oudemans (1887).

Il y a trois paires de testicules nettement séparées; signalons que ceux de *Dilta*, au lieu d'être coniques comme ceux de *Petrobius*, affectent la forme de cigares et que la paire postérieure est appliquée contre le tube digestif.

Chaque testicule est une poche, divisée en compartiments ou cystes, comme chez la plupart des Orthoptères. Cette disposition, vue par Oudemans, Willem, Becker, Bar, facilite grandement la sériation des stades, car pour chaque cyste les éléments sexuels sont au même état ou à des états voisins de leur évolution.

Alors que la spermatogénèse des *Lepismatidae*, étudiée chez *Thermobia domestica* Packard, a tenté les cytologistes, qui ont publié sur elle des travaux relativement récents dont nous aurons à reparler, celle des *Machilidae* était inconnue hormis les quelques lignes écrites par Oudemans, Willem, Becker et Bär.

Le tube testiculaire est constitué par un épithélium très mince dont la coupe est renflée de place en place par les noyaux, qui apparaissent sous la forme d'ovales très allongés. Les cloisons qui séparent les cystes ont la même structure que l'épithélium du pourtour. Nous nous demandons pourquoi Becker (1898) refuse le nom d'épithélium à l'enveloppe testiculaire, c'est un épithélium pavimenteux caractérisé.

Dès l'attaque du testicule par le rasoir, on peut obtenir de

petits fragments de l'épithélium (pl. I, fig. 1). Les membranes cellulaires ne sont pas perceptibles, mais ce n'est pas un syncitium, puisque sur frottis les cellules se séparent les unes des autres, chacune avec son noyau. Le cytoplasme est finement granuleux. Les noyaux sont très grands, la membrane nucléaire est très fine dans les cellules les plus âgées, situées près de l'ouverture du canal déférent. La chromatine est divisée en un grand nombre de grains, plus ou moins gros, disposés sur un réseau moins colorable. Dans les noyaux âgés, nous trouvons fréquemment deux nucléoles plasmatiques (fig. 1).

Les jeunes noyaux (pl. I, fig. 2) sont petits, leur chromatine est pulvérisée, aucun nucléole n'est visible. Puis quelques grains de chromatine, parmi les plus gros, se groupent en un ou deux amas et la substance nucléolaire, Feulgen-négative, apparaît entre les constituants des groupes ainsi formés, ce qui donne des figures identiques à celles qui ont été décrites par J. Doutreligne (1939) chez quelques Phanérogames. On se rappelle que nous avons relevé des faits semblables dans le noyau de la cellule intestinale et dans celui des grosses cellules de l'ampoule rectale. Le nucléole possède, tout d'abord, une forme irrégulière (fig. 3), puis il devient rond et garde toujours des grains de chromatine fixés à la surface (fig. 4). Dans les noyaux âgés, il y a moins de grains de chromatine associés au nucléole (fig. 1).

Nous n'avons jamais trouvé de cellules nourricières au milieu des jeunes gamètes. Mais parfois, sur les bords du cyste, le rasoir entraîne quelques noyaux des cellules épithéliales de la paroi. On peut aisément, sur des préparations colorées à l'hématoxyline, prendre ces noyaux pour des cellules dont le « noyau » serait la ou les masses nucléolaires sidérophiles. C'est sans doute l'erreur qu'a commise Charlton (1921) qui décrit des cellules nourricières ou cellules de Sertoli dans les testicules de *Thermobia domestica*. Les jeunes cellules nourricières de Charlton, situées à l'extrémité aveugle du testicule, auraient leur chromatine condensée en un ou deux amas, sans structure, de forme irrégulière (nos jeunes nucléoles). Ensuite les « cellules » plus âgées, plus grandes, ovales, contiennent deux à quatre corps prenant fortement les colorants (nos nucléoles des noyaux âgés). D'ailleurs les figures 28, 31 et 34 de son mémoire ne laissent

aucun doute, les masses chromophiles sont des nucléoles, les « cellules de Sertoli » sont des noyaux détachés de l'épithélium par une fixation brutale, Charlton ayant fixé les testicules isolés par dissection. Ceci souligne, une fois de plus, si besoin était, l'intérêt de la méthode nucléale de Feulgen, inconnue à l'époque où écrivait Charlton, méthode qui permet de différencier sûrement le nucléole des chromosomes.

La nutrition des gamètes de *Dilta* se produit au travers du mince épithélium testiculaire. Nous savons que, chez les Insectes, toutes les cellules qui contiennent des noyaux à chromatine réduite en poussière ont un rôle sécrétoire actif.

L'extrémité du tube testiculaire nous a paru indéchiffrable, aussi nous ne savons pas si les éléments épithéliaux naissent par division directe ou par mitose.

IV. — LES SPERMATOGONIES SECONDAIRES

A. — Noyaux au repos

Le fond du tube testiculaire d'un *Dilta* adulte est occupé par une foule de cellules, aux noyaux ronds ou ovales ayant autour d'eux très peu de cytoplasme. Ces cellules sont des spermatogonies secondaires.

Le noyau intercinétique (pl. I, fig. 5) est peu sidérophile. La chromatine est répartie en un réseau irrégulier, pâle, présentant de place en place des masses peu sidérophiles. L'hétérochromosome apparaît comme un grain arrondi qui se colore plus intensément que le reste.

B. — Prophase et dernières divisions spermatogoniales

Le début de la prophase est annoncé par un accroissement notable de l'hétérochromosome. La chromatine se condense en grains, arrondis pour la plupart, unis par de fins tractus bien colorés (pl. I, fig. 6). L'hétérochromosome perd sa forme arrondie en même temps qu'il grossit. Quand il est convenablement orienté, il présente, sur un de ses côtés, un commencement de bipartition.

Par la suite les grains grossissent, fusionnent, le réseau qui

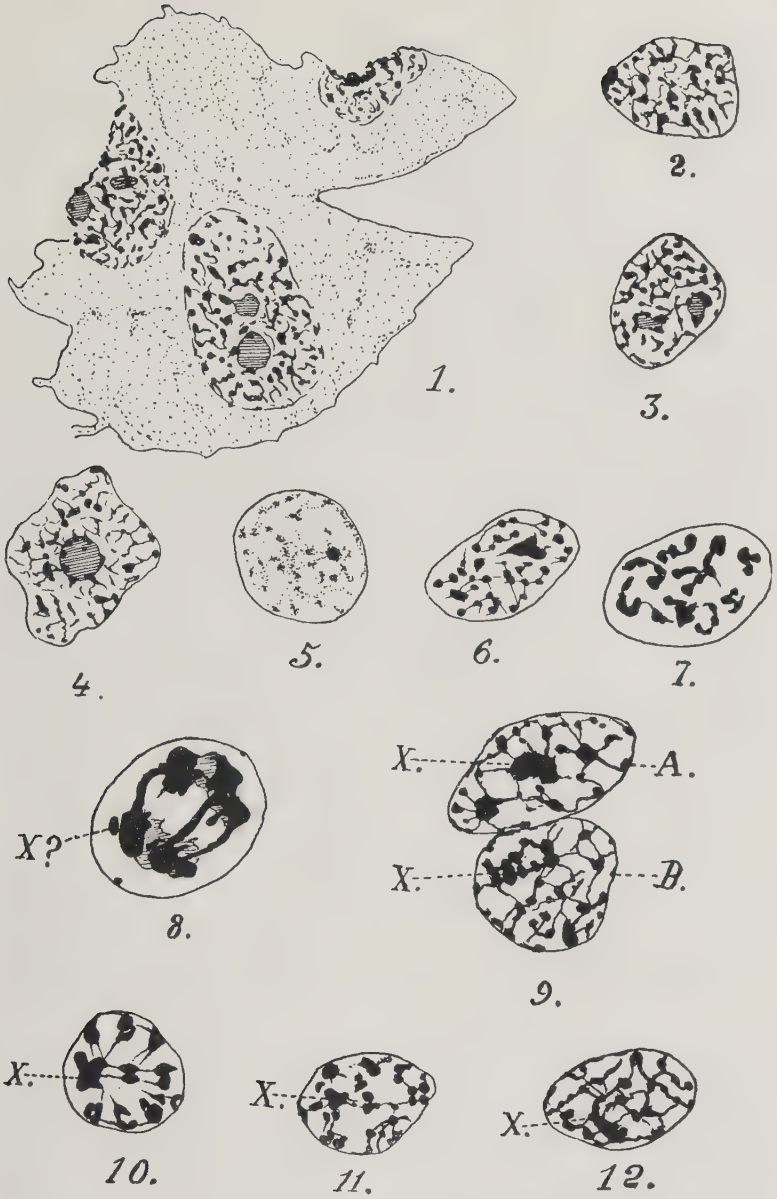


PLANCHE I

Les dessins, du n° *1* au n° *79*, se rapportent à des coupes fixées au NAWASCHIN et colorées à l'hématoxyline REGAUD, sauf les n°s *39* et *73* qui ont été pris sur des coupes traitées par la méthode de FEULGEN.

1, portion d'épithélium testiculaire. — *2*, *3* et *4*, structure du noyau, à divers âges. — G. 1.200.

Les grossissements pour tous les noyaux des éléments mâles sont de 1.500 du n° *5* au n° *79*.

5, noyau intercinétique de la spermatogonie. — *6*, *7*, prophase des spermatogonies secondaires. — *8*, anaphase des dernières divisions spermatogoniales. — *9*, préleptotène *a*. — *10*, préleptotène *b*. — *11*, préleptotène *c*. — *12*, leptotène.

les unissait se coupe par endroits. On arrive au stade figuré en 7 où les chromosomes sont des masses importantes, irrégulières, quelquefois unies en chapelets par des filets sidérophiles. L'hétérochromosome qui garde toujours son affinité pour l'hématoxyline ne peut plus être distingué des autosomes. A ce stade, Favrelle (1934) indique que, chez les Phasmes étudiés par lui, l'hétérochromosome est beaucoup plus grand que les autosomes, il est plus allongé, prend une forme courbe et devient plus pâle, il conserve son hétéropycnose jusqu'en métaphase. Rien de tel chez *Dilta* où l'hétérochromosome a la forme et la teinte des autosomes, même sur des préparations colorées au Feulgen.

Les divisions spermatogoniales — présentes chez les adultes — ne se produisent pas au fond du tube, mais à une certaine distance; c'est la raison pour laquelle nous avons donné le nom de spermatogonies secondaires aux cellules dont nous décrivons actuellement le noyau.

Les mitoses sont rares dans nos préparations et toujours plus ou moins isolées, et, comme elles sont environnées de très peu de noyaux en prophase ou en télophase (quatre ou cinq environ), nous pensons que les spermatogonies secondaires se divisent en petit nombre à la fois, mais cela pendant toute la durée de la spermatogénèse. Autrement dit, on n'assisterait pas à l'apparition de « poussées » successives comme on en a décrit chez les Vertébrés (chez le Rat par exemple, Regaud). Sans doute, les dernières divisions spermatogoniales constituent une réserve de spermatocytes de premier ordre qui, enfermés dans un cyste résultant de la croissance des cellules de la paroi testiculaire vers l'intérieur, vont poursuivre, toutes, presque simultanément, leur évolution.

La constitution des cystes de spermatogonies secondaires, en divers états de développement, contraste avec celle des cystes de spermatocytes I ou de spermatides où nous trouvons des cellules dans un même état, ou dans des états très voisins, de développement.

Nous n'avons pas pu compter les chromosomes sur les plaques équatoriales. Au moment de l'anaphase (pl. 1, fig. 8), parfois, un chromosome arrondi paraît s'isoler. Peut-être est-ce l'hétérochromosome qu'aucune différence de teinte ne caractérise spécialement.

V. — PRÉMÉIOSE OU PÉRIODE D'ACCROISSEMENT DES SPERMATOCYTES DE PREMIER ORDRE

A. — Stades préleptotènes et leptotène

Préleptotène a. — Le noyau du jeune spermatocyte I, entouré d'une petite quantité de cytoplasme, se dilate après la télophase et les blocs de chromatine de grosseurs inégales s'écartent entre eux, ils sont unis par des tractus très sidérophiles. Les noyaux, par suite de leur compression mutuelle, ont des formes différentes (pl. I, fig. 9).

Nous ne trouvons pas de stade quiescent correspondant au « resting-stage » de Wilson.

Dans la plupart des noyaux (noyau *A*), une grosse masse représente l'hétérochromosome bien sidérophile.

Dans les noyaux plus jeunes (noyau *B*) et pendant un temps assez court, deux chromosomes prennent déjà la structure que nous retrouverons plus tard pour les autosomes. Ces deux chromosomes, dont l'union va donner l'hétérochromosome, sont constitués par un chapelet de grains (les chromomères) en nombre variable, unis par un filet. Les deux chapelets s'apparient, par parasyndèse (noyau *B*), les chromomères fusionnent entre eux et le tout constitue l'hétérochromosome (noyau *A*) donnant naissance à des anastomoses comme les autosomes.

Ainsi donc la parasyndèse, la zygoténie précoce du *geminus* de l'hétérochromosome est un fait qui caractérise le premier stade de l'évolution du cyte I.

Préleptotène b (pl. I, fig. 10). — Les grains de chromatine qui précédemment étaient disposés sur un réseau diffus se rapprochent, fusionnent et nous les voyons constituer des *amas doubles* qui se placent en position pariétale, laissant vide le centre du noyau. En même temps celui-ci devient plus petit et prend une forme arrondie. Les amas doubles sont réunis entre eux par de fins filets doubles de substance peu chromophile. Il paraît y avoir quatorze amas.

L'hétérochromosome, plus gros, se distingue aisément.

Quelle est la signification de ces amas qui bientôt vont se dissocier en leurs chromomères respectifs ? S'agit-il d'une

zygoténie avortée des autosomes faisant suite à la zygoténie de l'hétérochromosome ? Ou bien sommes-nous en présence de la fin de la télophase des divisions spermatogoniales aboutissant à la constitution de chromosomes « doubles » contenus dans un noyau qui va prendre l'allure typique du leptotène ? La télophase aurait ici une physionomie particulière. Nous ne savons que répondre. En tout cas de tels autosomes « doubles » n'appartiennent pas en propre à *Dilta;* Favrelle (1934, fig. 11) figure dans le noyau préleptotène du Phasmide *Phobœticus sinetyi,* à côté d'un grand hétérochromosome, un autosome « double ». Le reste des autosomes ne présente pas cette particularité, du moins dans le noyau figuré par l'auteur.

Préleptotène c (fig. 11). — Les amas doubles se fractionnent dans le sens des fibres d'union, comme si chaque chromosome « double » se résolvait en deux chapelets parallèles.

Leptotène (fig. 12). — Bientôt le noyau est rempli de longs filaments, à calibre irrégulier, enchevêtrés, unis par de nombreuses anastomoses, et plus ou moins géniculés. A cause de la présence des anastomoses nous ne pouvons suivre les filaments sur toute leur longueur, et nous ne pouvons dire s'il existe un seul filament enroulé (un spirème).

Les filaments ne présentent aucune orientation.

L'hétérochromosome, toujours aussi chromophile, allonge une de ses extrémités.

B. — Stades prézygotènes et zygotène

Le zygotène ne fait pas directement suite au leptotène; entre ces deux stades, le noyau passe par une série d'états intermédiaires, les stades prézygotènes, dont le plus caractéristique consiste en une contraction de la chromatine au centre du noyau.

Prézygotène a. — Après le stade leptotène les filaments se raccourcissent, deviennent plus épais et forment des bandes plus ou moins longues, anastomosées entre elles, tout d'abord disposées pariétalement (pl. II, fig. 13 et 14).

Prézygotène b *ou de la contraction.* — Les bandes se ras-

semblent, par un processus impossible à saisir, en un peloton serré au centre du noyau (pl. II, fig. 15). Entre le peloton et la membrane nucléaire, bien souvent peu visible et déformée, se trouve un espace vide.

Les noyaux entiers sont peu lisibles; toutefois sur les bords du peloton, on peut apercevoir des anses de chromatine (fig. 15 et 17). Des noyaux coupés (pl. II, fig. 16) montrent de gros filaments anastomosés présentant de place en place des épaississements.

L'hétérochromosome est indistinct pendant cette période, il fixe l'hématoxyline avec la même affinité que les autosomes.

Prézygotène c. — Ce stade est caractérisé par le déroulement du peloton et l'apparition du premier indice de la centrotaxie.

Les filaments qui se libèrent sont d'abord simples (fig. 18), mais ils ne tardent pas à se rapprocher deux à deux (fig. 19) en même temps qu'apparaissent les chromomères. Le déroulement se fait suivant un certain ordre, les anses sont polarisées par rapport à un pôle du noyau auquel adhère une grosse masse de chromatine. C'est la première indication de la centrotaxie que nous verrons plus nette aux stades suivants (diplotène et pachytène).

Les filaments couplés constituent les *gemini*.

Le sens de l'orientation est variable dans un même cyste et ne dépend nullement du sens de la pénétration du fixateur dans le testicule.

Zygotène. — Nous nous rapprochons de ce stade quand le peloton nucléaire est complètement déroulé (pl. II, fig. 20).

Le noyau devient plus volumineux, avec tendance à l'allongement, comme si la membrane était distendue par les anses doubles.

Près du pôle d'orientation se situe l'hétérochromosome que nous avions perdu et qui montre souvent un vide central; mais son affinité pour les colorants ne présente aucune différence avec celle des autosomes. En vue polaire (fig. 22) on le distingue nettement au milieu des *gemini*.

Le *synizesis* est atteint quand les anses présentent la disposition caractéristique dite « en bouquet » (pl. II, fig. 21 et 23).

L'hétérochromosome peut présenter une bipartition partielle et donner un filament orienté (fig. 23).

Chaque *geminus* est formé de deux filaments parallèles por-

tant des grains sidérophiles (les chromomères), les chromomères de deux filaments voisins sont associés par couples. Notons que la structure chromomérique du chromosome n'apparaît que sur les préparations dont la différenciation est poussée assez loin sans cependant être amenée au delà d'une certaine limite, variable avec chaque lame. Cela nécessite grande attention. Pareille remarque avait été faite par Argyroudis (1929) dans son étude sur la structure du chromosome somatique chez *Vicia faba*.

Tous les *gemini* n'ont pas la forme d'anses complètes, certains se dressent dans le noyau (fig. 21) qui s'est allongé dans une direction opposée au pôle d'attraction. Favrelle (1934) a noté semblable disposition chez les Phasmes.

Il n'est pas possible de compter exactement les *gemini*, leur nombre paraît être de treize.

C. — Stade pachytène

La fusion des deux portions des *gemini* ne s'opère pas tout d'un coup, des fragments de noyaux, comme celui que nous avons figuré en 25 (pl. II), nous montrent des anses épaisses dont certaines de leurs portions sont encore doubles. Les chromomères sont gros. La figure 26 représente un noyau entier, à ce stade prépachytène; l'hétérochromosome *(X)* se colore un peu moins que les autosomes.

Les noyaux au stade pachytène (pl. II, fig. 24) sont petits. En mettant au point sur des surfaces convenablement choisies, on observe facilement les figures en bouquet. A la base du bouquet on devine l'hétérochromosome réduit en une masse informe.

A ce moment, dans le noyau, deux organites nouveaux sont identifiables :

1° Le *plasmosome* ou *nucléole (N.)* arrondi, qui peut occuper une place quelconque et qui est bien visible quand il se dégage des anses;

2° Le *planosome (PL.)*, ainsi nommé par Painter (1914) qui l'a observé chez les Araignées et par Charlton qui l'a retrouvé chez *Thermobia*. Il est petit et entouré d'une aire claire.

Nous n'avons pas pu découvrir ces deux corps pendant les stades précédents, mais nous n'affirmons pas leur absence.

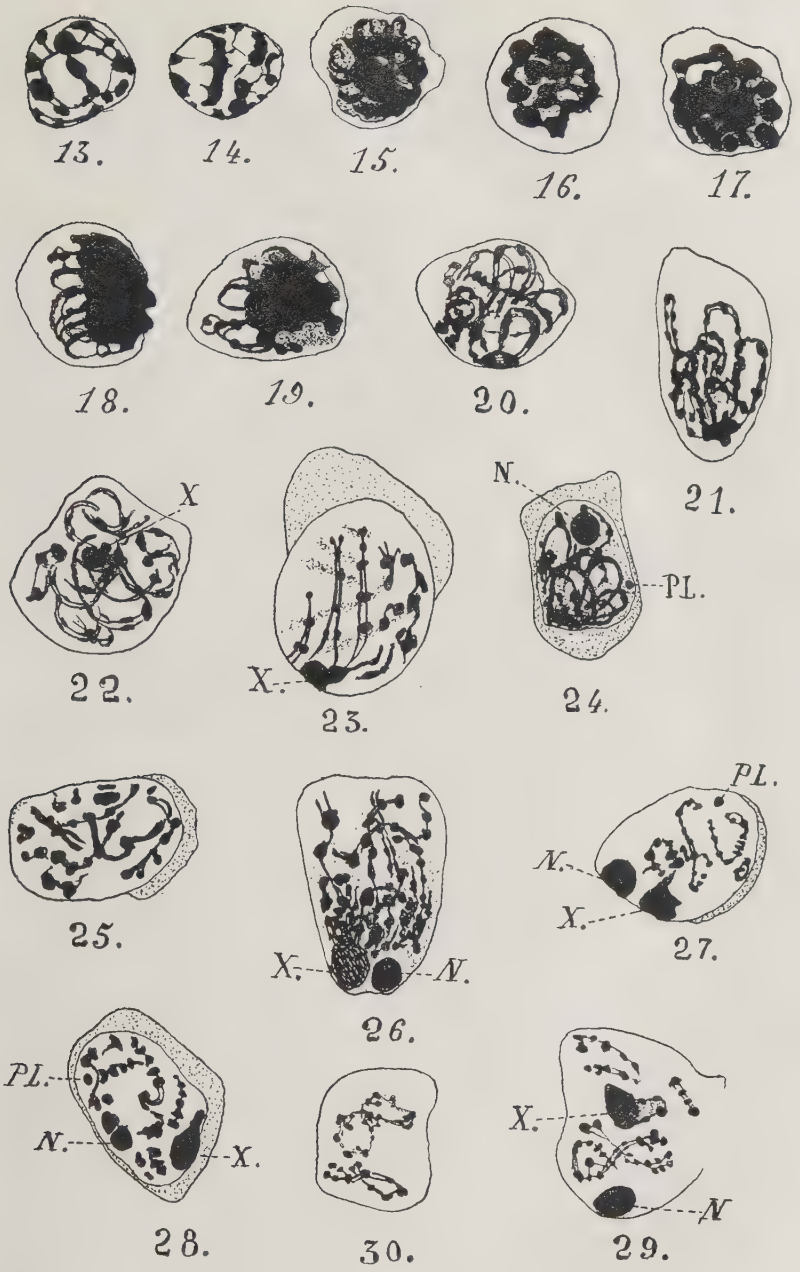


PLANCHE II

13 et *14*, prézygotène *a*. — *15*, *16* e *17*, prézygotène *b*, ou de la contraction. — *18* et *19*, prézygotène *c*. — *20*, *21*, *22*, *23*, *25* et *26*, zygotène. — *24*, pachytène. — *27*, *28*, *29* et *30*, diplotène.

Dans les noyaux précédents, le suc nucléaire était clair; mais, dès l'apparition des anses pachytènes, il devient légèrement coloré comme si une substance avait diffusé dans le noyau.

D. — Stade diplotène

La spermatogénèse de *Dilta* possède la particularité de présenter un stade diplotène précédant le stade strepsitène.

Après le pachytène, la centrotaxie disparaît, le noyau est rempli de chapelets qui se croisent en tous sens. Chaque chapelet est constitué par une file de chromomères dont les plus gros ont la forme de disques plats ou creux, unis par des portions moins colorables. Quelquefois les disques se succèdent en décroissant de taille (pl. II, fig. 27 et 28). Pareille structure avait été notée par De Sinéty (1901) dans la prophase de maturation des cytes I des Phasmes et plus récemment par Steopoe (1931) dans les spermatogonies et les cytes I de *Nepa cinerea*.

Les chromomères sont simples.

L'hétérochromosome garde sa structure homogène et peut émettre un filament vers l'intérieur du noyau (fig. 27). Le nucléole est sur un côté.

Peu après, le stade diplotène est atteint. Chaque chapelet a donné naissance à deux chapelets par dédoublement des chromomères. Le chromosome prend alors une structure que nous lui retrouvons, avec cependant quelques modifications, jusqu'au seuil de la première division de maturation.

Néanmoins, et nous insistons sur ce fait, la diploténie n'est pas complète en ce sens que tous les chromomères ayant une valeur double ne se séparent pas. Les chromomères extrêmes s'isolent en se repoussant; mais, dans une région voisine du centre du *geminus*, il y a toujours au moins une paire qui ne se dissocie pas, nous la nommerons *diplochromomère axial*. La répulsion latérale des deux constituants du chromosome a bien été observée par Argyroudis (1929) à la fin de la métaphase dans les noyaux des cellules somatiques de *Vicia faba*.

Pendant que la diploténie partielle apparaît, l'ensemble du *geminus* affecte des mouvements importants. Primitivement en arc de cercle, à la sortie du pachytène, il donne des figures en U, en V, en 8 incomplet (fig. 29 et 30), la cassure se pro-

duisant au niveau du diplochromomère que nous avons qualifié d'axial pour cette raison. Les *gemini* s'allongent beaucoup, deviennent très fins (pl. II, fig. 30) et montrent une tendance à la décoloration.

Quand les U, les V, les 8 incomplets se ferment, le stade touche à sa fin. Il se produit une conjugaison des chromomères distaux (fig. 30). Nous tenterons d'expliquer plus tard ce qui se passe à ce moment.

L'hétérochromosome ne demeure pas inactif, le filament auquel il a donné naissance peut présenter un phénomène analogue à celui que nous avons décrit pour les autosomes, il peut donner naissance à des chromomères qui se repoussent pendant un temps très court (fig. 29). Il est alors, lui aussi, le siège d'une diploténie partielle en même temps que les autosomes. Nous rappelons que la zygoténie de l'hétérochromosome précède celle des autosomes.

Dès le stade diplotène, l'hétéropycnose de l'hétérochromosome est manifeste, non point sur les préparations colorées à l'hématoxyline, mais sur celles que nous avons traitées par la méthode de Feulgen. Alors que les chromomères des chapelets autosomiques prennent faiblement le réactif fuchsine-sulfureux, l'hétérochromosome apparaît comme une masse, appliquée contre la membrane nucléaire, colorée vivement en violet. L'hétéropycnose va se poursuivre jusqu'à la diacinèse.

E. — Stade strepsitène

Le rapprochement des chromomères distaux étant accompli, les *gemini* réapparaissent sous la forme d'U et de V qu'ils avaient déjà prise.

Chaque branche devient alors plus courte, forme une ligne brisée, avec un chromomère à chaque angle, et se croise avec sa voisine, puis le *geminus* se tasse, prend la forme d'une tige spiralée (pl. III, fig. 32) sur laquelle de place en place se signalent les chromomères.

En même temps un autre phénomène se produit. Il semble que la substance qui unit les chromomères diffuse dans le voisinage de l'axe sidérophile pour donner naissance à un nuage sans structure (fig. 32). Le suc nucléaire se teinte légèrement.

L'hétérochromosome (pl. III, fig. 31) demeure simple, il se

déforme plus ou moins et reste toujours appliqué contre la membrane nucléaire. Les masses autosomiques voisines se disposent à une certaine distance de lui, de sorte qu'il apparaît entouré d'une zone claire.

Le nucléole se fragmente en un certain nombre de corpuscules aux contours indécis (pl. III, fig. 31, *N*).

Le noyau est rempli de treize masses. Chaque anse diplotène a donné une masse nucléaire.

F. — Stade postsyndétique (repos postsyndétique)

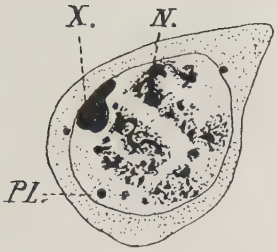
Ordinairement les *gemini* du strepsitène se transforment en tétrades, sans phase interposée. Mais chez *Dilta,* comme dans certains cas, assez rares, sur lesquels nous reviendrons, entre le strepsitène et la diacinèse s'intercale une période pendant laquelle le noyau prend l'aspect d'un noyau quiescent, période de repos d'après Favrelle (1934). C'est le « diffuse-stage » (stade *h*) de Wilson et la « postsyndetische Interphase » de Bělar. Nous verrons, en fait, que, chez *Dilta,* l'état du noyau n'est que semi-quiescent, le repos n'est qu'apparent, aussi nous dirons stade postsyndétique plutôt que repos postsyndétique.

Ce stade est très long chez *Dilta* et c'est là une des caractéristiques principales de la spermatogénèse de ce Thysanoure. Dans un même testicule, un grand nombre de noyaux (dans trois ou quatre cystes) se présentent en cet état, ce qui nous a permis de faire une étude minutieuse de ce stade.

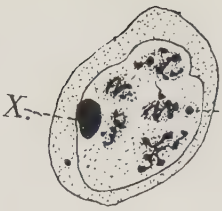
Tandis que jusqu'au strepsitène le spermatocyte I s'accroît très peu, le cytoplasme s'enrichit beaucoup pendant le stade postsyndétique.

Stade postsyndétique a. — Après le strepsitène les axes plus ou moins spiralés, contenus dans les masses nucléaires autosomiques, se détendent, mais, fait inattendu, les chromomères ont perdu leur disposition linéaire. Ces derniers constituent, avec les fibres d'union, dans chaque masse, deux polygones dont les angles sont occupés par les chromomères (pl. III, fig. 33). Les deux polygones orientés dans deux plans différents sont unis d'une façon que nous apercevons mieux à la fin du stade.

Il faut analyser chacune des masses pour en déceler la structure. Il faut préférer les fragments aux noyaux entiers;

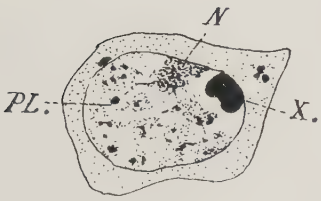


31.

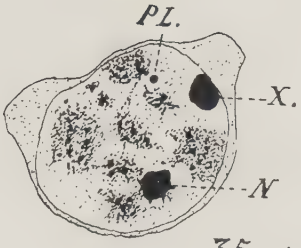


32.

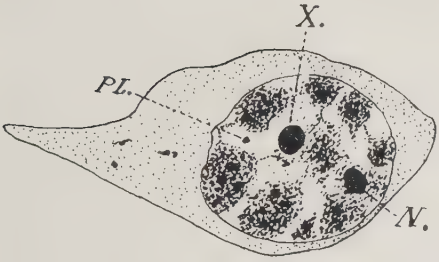
33.



34.



35.

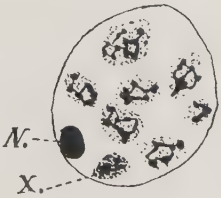


36.

37.

38.

39.



40.

Planche III

31 et *32*, strepsitène. — *33*, stade postsyndétique *a*. — *34*, stade postsyndétique *b*. — *35*, *36*, *38* et *39*, stade postsyndétique *c*. — *39*, noyau postsyndétique coloré par la méthode de Feulgen. — *37*, diverses formes de cadres contenus dans les masses nucléaires au cours du stade postsyndétique. — *40*, stade postsyndétique *d*.

sur le bord des cystes, les rayons lumineux les traversent aisément.

Dans l'état figuré en 33, les masses nucléaires ne contractent aucun rapport entre elles; elles sont indépendantes les unes des autres.

L'hétérochromosome est toujours contre la membrane nucléaire.

Le nucléole a la structure que nous avons précédemment décrite.

Stade postsyndétique b. — Ce stade est caractérisé par deux phénomènes :

1° Une catachromase progressive des masses autosomiques, qui s'anastomosent entre elles;

2° Le début de la reconstitution du nucléole (pl. III, fig. 34).

Les masses autosomiques perdent une partie de leur affinité pour l'hématoxyline, elles deviennent plus claires. Les chromomères disposés sur cadres sont toujours perceptibles, à condition de ne pas trop pousser la différenciation.

L'état de quiescence du noyau est indiqué par les anastomoses qui unissent les masses autosomiques affectant la forme de troncs de pyramides, la base étant posée contre la membrane nucléaire.

L'hétérochromosome ne montre rien de particulier.

Le nucléole (fig. 34, *N.*) se résoud en une plage de fines granulations sidérophiles, il émet quelques tractus qui l'unissent aux masses nucléaires.

Le cytoplasme devient plus abondant.

Cette fraction de stade est plus longue par rapport aux deux suivantes.

Stade postsyndétique c. — Deux faits le caractérisent :

1° L'anachromase des autosomes;

2° La reconstitution définitive du nucléole.

Les masses nucléaires correspondant aux autosomes deviennent plus colorables. La figure 35 de la planche III représente un noyau en cet état, sans analyse des masses.

Le nucléole est constitué, c'est un corps sphérique, sidérophile, compact, émettant quelques pointes *(N.)*. Son volume se rapproche de celui de l'hétérochromosome, on peut le différencier de ce dernier élément par la méthode de Feulgen. L'hétérochromosome *(X.)* est toujours en position pariétale,

entouré d'une zone claire, sa surface est lisse et non hérissée de pointes comme celle du nucléole.

Si nous étudions en détail un noyau à ce stade, en mettant au point sur les chromomères du plan supérieur de chaque masse nucléaire, nous obtenons une figure comme celle que nous avons dessinée en 38 (pl. III), quand le nucléole est à un pôle du noyau. Celui-ci est occupé par un réseau de filaments sidérophiles dont les mailles sont plus serrées dans les masses autosomiques, à chaque angle des mailles se trouve un chromomère. Les pointes que nous avons signalées sur le nucléole sont les bases d'anastomoses l'unissant aux autosomes. Le nucléole n'est pas entouré d'un nuage comme les masses autosomiques, aussi il paraît, dans bien des cas, être entouré d'une auréole claire semblable à celle de l'hétérochromosome et produite de la même manière.

Sur les préparations au Feulgen (pl. III, fig. 39), le nucléole n'est plus visible. L'hétérochromosome vivement coloré n'a pas une constitution homogène, certaines de ses portions sont moins Feulgen-positives que d'autres; parfois il est formé de quelques grains accolés ou peut être constitué par un anneau coloré. Ceci pourrait bien montrer que l'hétérochromosome est touché, comme les autosomes, par la désintégration, mais à un degré moindre. Pareille structure hétérogène de l'hétérochromosome a été décrite par Vardé (1929) dans les cytes I de *Calliptamus italicus* traités par la méthode de Feulgen.

Vers la fin, les masses autosomiques deviennent très sombres (pl. II, fig. 36). Mais il est toujours possible de retrouver, dans les nuages, les cadres couplés. Ces couples de cadres, étudiés sur des fragments de noyaux et non sur des noyaux entiers que la superposition des masses rendent indéchiffrables, sont de deux catégories (fig. 37). Les uns, c'est le plus grand nombre, sont faits de deux cadres unis par un filament; les autres, beaucoup plus rares, ont leurs cadres avec un côté commun. Nous dirons, plus tard, la signification que nous donnons à ces deux dispositions différentes.

Les cytes I ont, à partir de ce moment, la forme d'une massue (pl. III, fig. 36).

Stade postsyndétique d. — La diacinèse est proche. Quatre faits indiquent que le stade postsyndétique touche à sa fin (pl. III, fig. 40) :

1° Les masses autosomiques perdent leurs anastomoses, s'isolent et se répartissent à la périphérie du noyau;

2° L'hétérochromosome, qui précédemment (fig. 39) accusait un début de désintégration, se fragmente en quelques gros granules (pl. III, fig. 40) ;

3° Les chromomères des masses nucléaires se rapprochent entre eux, quelques-uns fusionnent et le nuage sans structure qui les englobait pendant tout le stade postsyndétique paraît se condenser autour d'eux;

4° Le suc nucléaire devient clair.

Nous considérons le stade postsyndétique terminé quand les noyaux ont la structure dessinée en 41 (pl. IV).

Les cadres sont aplatis, beaucoup de chromomères ont fusionné, les filaments d'union sont épais, le nuage n'est plus visible qu'à l'intérieur des cadres.

Ensuite, chaque cadre se concentre en une masse compacte que nous devons appeler dyade. Rien de particulier ne signale l'hétérochromosome.

VI. — LES DIVISIONS DE MATURATION

A. — Diacinèse

La diacinèse a une durée excessivement courte. Charlton n'a pu déceler ce stade dans la spermatogénèse de *Thermobia* dont la préméiose offre de grandes analogies avec celle de *Dilta*. Nous pouvons penser qu'il existe chez *Thermobia*, peut-être encore plus furtif que chez *Dilta*, et que, le hasard ayant desservi Charlton, celui-ci n'a pas eu la chance de fixer des cytes en diacinèse.

C'est un stade court, car, dans un même cyste, nous pouvons trouver des noyaux au stade postsyndétique *d*, des noyaux à contenance mixte ayant des chromosomes au stade postsyndétique *d* et des tétrades, des noyaux en diacinèse totale et déjà, dans le cyste, apparaissent les premières des divisions réductionnelles.

Les tétrades ont des formes diverses (pl. IV, fig. 42), elles peuvent être simplement globuleuses. Elles ont tendance, peut-être sous l'action du fixateur, à se grouper à un pôle du noyau, ce qui rend leur numération difficile. Leur nombre égal à quatorze ne fait pas de doute.

Le nucléole (pl. IV, fig. 43) est petit. Le suc nucléaire est très clair.

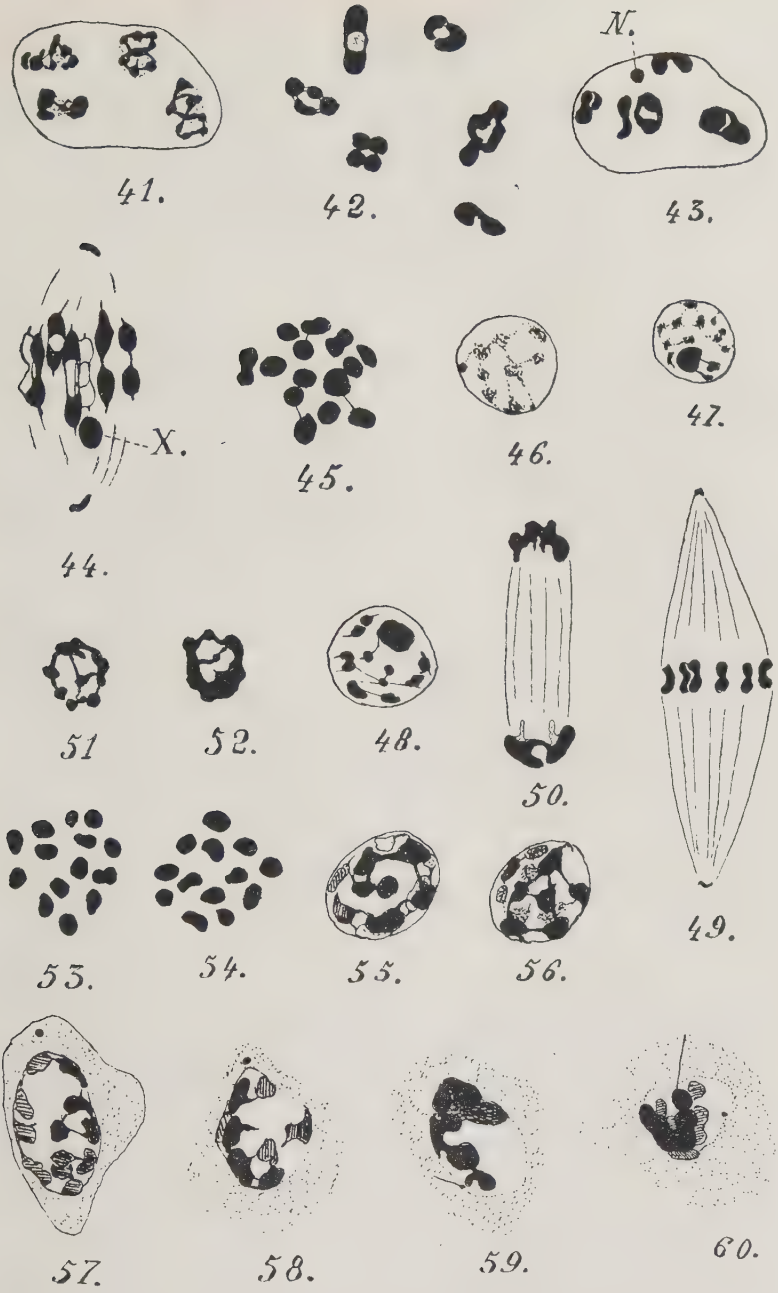


Planche IV

41, stade postsyndétique *d*. — *42*, formes des tétrades. — *43*, une portion du noyau en diacinèse. — *44*, début de l'anaphase de la première division. — *45*, plaque équatoriale. — *46*, *47* et *48*, noyaux intercinétiques du spermatocyte de premier ordre. — *49*, début d'anaphase de la deuxième division. — *50*, début de la télophase. — *51* et *52*, télophases en vue polaire. — *53* et *54*, plaques équatoriales avec *(53)* et sans *(54)* hétérochromosome. — *55* et *56*, noyaux de jeunes spermatides. — *57* à *60*, spermatides.

L'hétérochromosome, que nous saurons reconnaître à son comportement particulier pendant la prochaine division, ne se différencie par rien, il est sans doute mélangé aux tétrades sphériques et se colore aussi bien qu'elles.

B. — Première division

La membrane nucléaire disparaît. Les tétrades se placent rapidement en position métaphasique. Le nucléole n'est plus visible.

Le début de l'anaphase (pl. IV, fig. 44) montre que les dyades ne se séparent pas toutes sur un même plan. La figure 44 est une des plus régulières que nous ayons rencontrées et cependant une tétrade se divise plus haut que les autres.

L'hétérochromosome, bien sidérophile, est en avance sur les autosomes, il ne montre aucune trace de bipartition. Il monte lentement vers un des pôles car il est contenu dans un grand nombre de plaques équatoriales. Ces plaques (fig. 45) ont quatorze chromosomes (en comptant l'hétérochromosome).

Le fuseau est long, les centrosomes ont la forme de calottes qui coiffent chacune des extrémités.

C. — Noyaux intercinétiques = noyaux des spermatocytes de deuxième ordre

L'intercinèse est assez courte. Les noyaux intercinétiques sont rares dans les coupes de testicules.

En plein repos les chromosomes sont peu chromophiles (pl. IV, fig. 46), ils sont unis par de fins tractus et disposés contre la membrane nucléaire.

L'hétérochromosome, dans les noyaux qui le contiennent (pl. IV, fig. 47) est gros, il ne perd pas son affinité pour l'hématoxyline.

Puis les chromosomes recouvrent leur sidérophilie et certains peuvent se juxtaposer (pl. IV, fig. 48), enfin les anastomoses disparaissent.

Les noyaux pourvus d'hétérochromosome ne sont pas plus gros que les autres.

D. — Seconde division

A la deuxième division, les plaques métaphasiques sont régulières, les dyades se divisant toutes dans un même plan (pl. IV, fig. 49). Les centrosomes ont même forme que pendant la première division, mais ils sont plus petits.

L'hétérochromosome, de même forme que les autosomes et coloré comme eux, suit ces éléments pendant la montée anaphasique (pl. IV, fig. 50).

Les plaques équatoriales ont treize chromosomes quand elles sont dépourvues d'hétérochromosome (fig. 54) et quatorze quand elles le contiennent (fig. 53).

En fin d'anaphase, quelques chromosomes demeurent isolés, mais bientôt une couronne polaire se forme par union des chromosomes (fig. 51 et 52). L'un d'eux occupe généralement le centre de la couronne.

VII. — LA SPERMIOGÉNÈSE

A. — La spermiogénèse étudiée sur coupes

Dans la jeune spermatide, le noyau ne demeure pas longtemps à l'état que nous avons décrit plus haut. Il grossit légèrement. Les chromosomes s'écartent les uns des autres et, dans un mouvement hélicoïdal, ils glissent sur la membrane nucléaire (pl. IV, fig. 55) tout en demeurant unis par des anastomoses. Ils se répartissent ensuite régulièrement sur la paroi, un seul demeure au centre, uni à ses voisins (fig. 56). Le suc nucléaire est clair.

Le noyau qui était rond devient elliptique (fig. 57) pendant que les chromosomes ont tendance à libérer un pôle et se disposent en corbeille (fig. 61, 62, pl. V). Nous retrouvons au centre le chromosome signalé plus haut. Au-dessus de la corbeille existe un espace libre.

Le noyau devient piriforme (pl. V, fig. 61, 62).

Le centriole se rapproche de la membrane nucléaire (pl. IV, fig. 57, 58), il ne donne un filament que lorsqu'il entre en contact avec la membrane (pl. IV, fig. 59). Il ne s'approche pas d'un côté quelconque du noyau, mais vers l'un des bords de la corbeille [pl. IV, fig. 58, 59, 60 (1); pl. V, fig. 61, 62].

(1) Dans la figure 60 on voit un grain sur la limite noyau-cytoplasme, c'est un corps chromatoïde et non le centrosome.

Quand il se trouve contre la membrane nucléaire, dans bien des cas, un chromosome pousse un prolongement dans sa direction (pl. IV, fig. 59; pl. V, fig. 61). En 60 (pl. IV) et 61 (pl. V), la membrane est déprimée dans la région de contact.

Bientôt, nous voyons que le filament caudal est appendu à un globe, bien plus gros que le nucléole *(c. p.)* (pl. V, fig. 63, 64, 65, 66, 67, etc.), sidérophile comme lui et comme les chromosomes dont il prend la teinte. Nous anticiperons en disant que ce globule n'est pas fait de chromatine comme le démontrent les préparations de frottis et les coupes traitées par la méthode de Feulgen, il est Feulgen-négatif. Nous verrons par la suite que nous pourrons l'assimiler au corps parabasal des Flagellés (M. et A. Lwoff).

La membrane nucléaire devient indistincte et les chromosomes nagent dans une vacuole que nous retrouverons sur les frottis.

A partir de ce moment nous allons assister à l'allongement du noyau. Quelques chromosomes remontent (pl. V, fig. 63). Le cytoplasme passe en arrière.

Au sommet de la vacuole nucléaire apparaît un grain *(C. A.)* qui peut atteindre une taille double de celle que nous avons figurée. C'est un centrosome antérieur, né du centrosome postérieur. Sur les figures 64 et 65 (pl. V) nous le voyons effectuer son ascension.

Dans le cytoplasme, nous noterons divers corpuscules chromatoïdes, dont l'un volumineux (fig. 63, 66, pl. V) est évacué le long du filament caudal. Jamais le filament ne le traverse comme l'examen de certaines spermatides pourrait le laisser supposer. Une zone plus sombre que le reste, dans laquelle passe le filament, représente la masse mitochondriale que le Nawaschin n'a pas complètement détruite.

Ensuite l'interprétation des coupes commence à devenir difficile, car les limites cellulaires perdent leur netteté et les têtes des spermatides sont coupées dans tous les sens. Les chromosomes s'agglomèrent de manière à constituer un axe en forme de fer de lance (fig. 67, 68), qui occupe le centre d'une vacuole (coupe perpendiculaire à l'axe en 69). Le corps parabasal est volumineux, le centrosome antérieur est rejoint par le sommet de la masse de chromatine à laquelle il s'incorpore.

Puis tout au sommet de la cellule (fig. 70) apparaît une vésicule sphérique *(v. a.)*, moins colorable que les chromo-

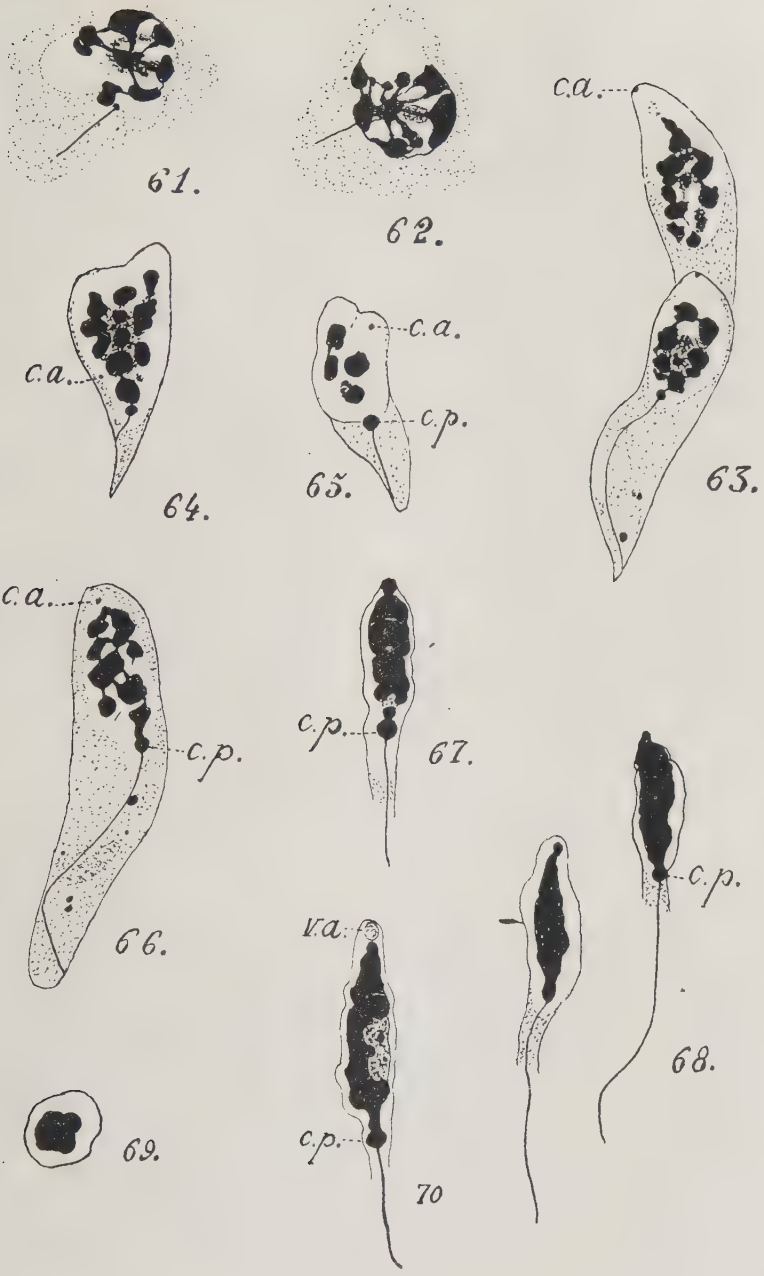


PLANCHE V

61 à *63* et *66*, spermatides. — *64* et *65*, portions de noyaux de spermatides dans un état plus jeune qu'en *(63)* et en *(66)*. — *67*, *68*, allongement du noyau. — *69*, coupe transversale de la tête de la spermatide. — *70*, apparition de la vésicule acrosomiale.

somes (pl. V, fig. 70; et pl. VI, fig. 71). Tantôt son contenu est homogène (fig. 70, 71), tantôt il se différencie au pôle antérieur une calotte très chromophile (pl. VI, fig. 72) qui résulte sans doute d'une coagulation sous l'action des réactifs. Cette vésicule est la vésicule acrosomiale.

La tête des spermatides prend la forme d'un fuseau allongé (pl. VI, fig. 74), la vésicule acrosomiale devient bulbeuse et s'effile en pointe. Le corps parabasal a parfois tendance à se séparer de la masse chromatinienne.

A partir de là, les coupes montrent simplement que l'allongement devient extrême, le rasoir coupe des têtes dans tous les sens (pl. VI, fig. 75, 76). Elles décrivent de grandes courbes dans les cystes.

La figure 77 donne une vue d'une portion de cyste, les têtes se groupent en faisceaux plus ou moins importants.

Puis, subitement, dans les avant-derniers cystes, nous assistons à une spiralisation des têtes. D'abord à grands pas (pl. VI, fig. 78), les tiges simulent alors de longs Tréponèmes, puis la spiralisation s'atténue (fig. 79), pour disparaître quand le spermatozoïde est sur le point de quitter le testicule (pl. VIII, fig. 93). La spiralisation est un état transitoire.

B. — La spermiogénèse étudiée sur frottis fixés au Nawaschin et colorés a l'hématoxyline

Technique de la confection des frottis. — L'insecte étant couché sur le dos, dans une cuvette à dissection pleine de liquide de Ringer, on détache les plaques sternales, comme des volets, on enlève le tube digestif et on dégage les testicules pris dans les masses musculaires. Il est facile, au moyen de pinces fines, de les transporter, pris à la base des canaux déférents, sur une lame. On isole chacun d'eux et on le tranche en plusieurs endroits avec un fin scalpel. On peut alors effectuer le frottis, que l'on sèche rapidement en agitant la lame dans l'air, puis on plonge celle-ci dans le fixateur.

Le Nawaschin donne encore ici d'excellents résultats, mais il ne faut pas prolonger la durée de fixation au delà de quatre heures.

Nous avons ensuite coloré à l'hématoxyline Regaud. La différenciation est très délicate.

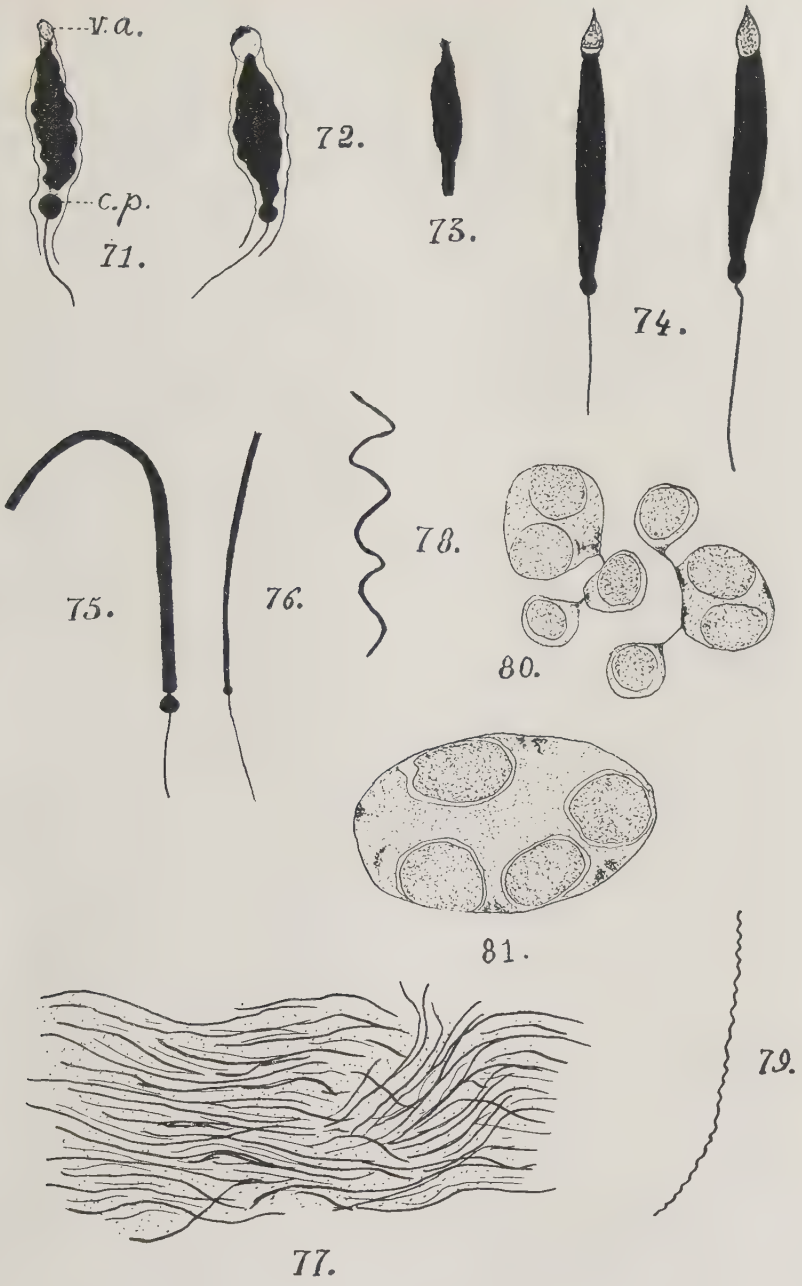


Planche VI

71, *72* et *74*, apparition de la vésicule acrosomiale. — *73*, un noyau à ce stade coloré par la méthode de Feulgen. — *75* et *76*, des fragments de noyaux de spermatides âgées. — *77*, une portion de cyste. — *78*, *79*, spiralisation de la tête de la spermatide. — *80* et *81*, frottis fixés au Nawaschin pendant quatre heures. — G. 600. — *80*, deux groupes de quatre spermatides chacun avec spermies couplées. — *81*, une tétraspermie.

Spermatides. — Les frottis nous montrent deux faits que nous n'avions pas soupçonnés à l'examen des coupes : des différences dans la taille des spermatides et l'existence de spermies couplées et même de tétraspermies.

La taille des spermatides varie du simple au double dans un même tube testiculaire. C'est le phénomène de la polymégalie découvert par Bowen (1922) et retrouvé par la suite chez bon nombre d'animaux. Mais, chez *Dilta,* tous les intermédiaires existent entre les petites et les grandes spermies. Les testicules de la dernière paire ont en majorité des spermatides de petite taille, les autres, au contraire, en renferment plutôt de grandes.

Il se pourrait que les variations de grosseur résultent de différences dans la nutrition des gamètes. Les testicules postérieurs sont pris entre les bandes musculaires et l'intestin et ne baignent pas dans le liquide nourricier comme ceux des paires antérieures. Il est naturel que, dans un même testicule, dépourvu comme nous l'avons vu de cellules de Sertoli, les spermatocytes I situés sur les bords soient mieux nourris que ceux qui occupent le centre du tube.

Les spermies couplées sont rares et les tétraspermies sont exceptionnelles.

Dans le cas le plus général, les très jeunes spermatides sont groupées par quatre; le groupement résulte de la division du cyte I. Tout d'abord largement unies, les cellules ne sont ensuite reliées que par des tractus formés par les filaments caudaux, elles se séparent et chacune évolue isolément.

A côté de ces formes, nous pouvons trouver des spermies couplées (pl. VI, fig. 80). Il y a deux noyaux dans une masse cytoplasmique commune. Il s'agit de cellules dont la plasmodiérèse ne s'est pas produite au moment de la division du spermatocyte de second ordre.

Plus rarement, nous rencontrons des tétraspermides à quatre noyaux. Dans ce cas la plasmodiérèse n'a pas eu lieu au cours des deux divisions de maturation.

Alors que les spermies couplées évoluent normalement (pl. VIII, fig. 89) et donnent naissance à deux spermatozoïdes normaux, les tétraspermies dégénèrent de bonne heure. Nous n'en avons pas trouvées à un stade avancé de la spermatogénèse.

Nous n'avons rien vu, touchant la taille du noyau ou le volume du cytoplasme, qui puisse nous éclairer sur les causes

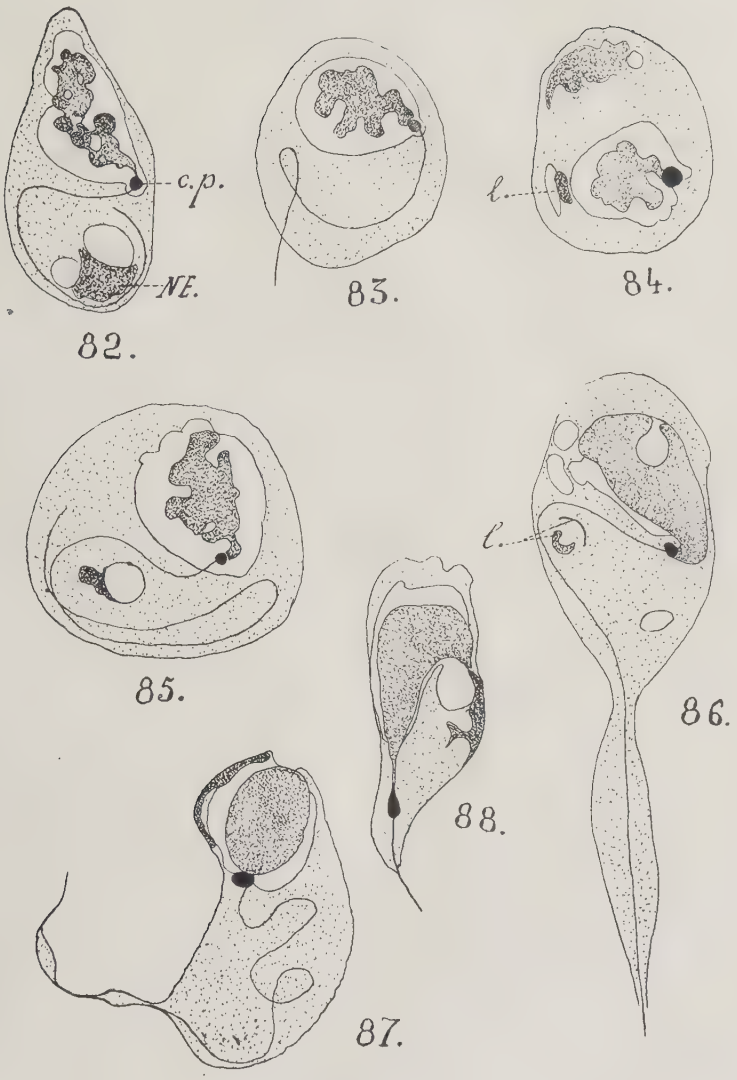


PLANCHE VII

Frottis fixés au NAWASCHIN pendant quatre heures, coloration hématoxyline REGAUD. Evolution de la spermatide.

G. 1.500 x 3/4.

de la formation de ces spermies anormales. Notons cependant que les spermies couplées se trouvent localisées sur certaines parties du frottis, ce qui paraît indiquer qu'elles proviennent d'une même région du cyste.

Spermiogénèse. — Toutes les figures des planches VII et VIII, sauf la figure 94, se rapportent à des spermies de grande génération dont l'évolution ne diffère en rien de celle de petite génération.

L'allongement de la tête, mis à part l'étalement produit par le frottis, correspond à ce que nous avons vu sur les coupes.

La chromatine prend une teinte grise, elle est environnée d'une vacuole. Le filament caudal part d'une masse noire, arrondie, de nature non chromatinienne, que nous avons déjà nommée corps parabasal (*c. p.*, pl. VII, fig. 82). Nous ne trouvons aucune trace du centrosome antérieur incorporé, comme nous l'avons vu sur les coupes, à la pointe du fuseau de chromatine.

A la base de la jeune spermatide (pl. VII, fig. 82), on distingue une masse légèrement sidérophile associée à un système de vacuoles, c'est le *Nebenkern (N. E.)*, corps mitochondrial, qu'un court passage dans le Nawaschin n'a pas dissout. Le filament est complètement inclus dans le gamète.

Ensuite (pl. VII, fig. 84) le *Nebenkern* subsiste toujours, mais une petite masse sidérophile *(l.)* (les lépidosomes de Parat), accompagnée d'une vacuole, monte le long du noyau. Parfois, cette masse se fragmente et les portions indépendantes affectent la forme de croissants, de cupules (fig. 86), formes qui rappellent en tous points l'appareil de Golgi des auteurs qui admettent la sécrétion de l'acrosome par des organites particuliers, distincts du chondriome.

Le *Nebenkern* disparaît, rejeté avec un lobe protoplasmique.

Suivons la masse des lépidosomes; elle s'aplatit, passe dans l'étroit passage cytoplasmique qui entoure le noyau (pl. VII, fig. 87). A ce moment, une vacuole sphérique, dépendance de celle qui entoure le noyau, coiffe ce dernier (pl. VII, fig. 88; pl. VIII, fig. 89). Une vacuole coiffant le noyau de la spermatide de *Decticus verrucivorus* a été signalée par Gilson (1885).

Les lépidosomes se placent ensuite immédiatement au-dessus de la vacuole supérieure, qui se remplit alors d'une substance colorée en gris par l'hématoxyline et qui peut coaguler sur un des côtés, comme nous l'avions vu sur les coupes (pl. VIII,

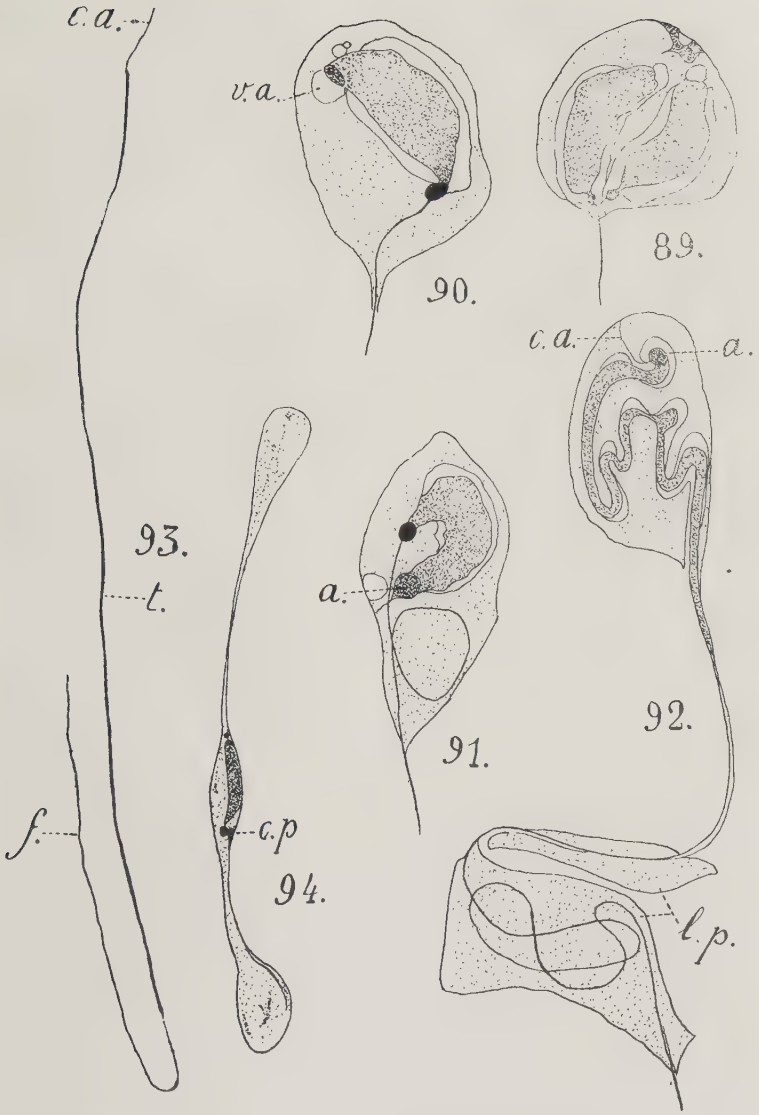


PLANCHE VIII

Frottis fixés au NAWASCHIN pendant quatre heures.
Coloration hématoxyline REGAUD.

89 à *92*, G. 1500 x 3/4. — *93* et *94*, G. 1.200 x 3/4. — *93*, un spermatozoïde mûr. — *c. a.*, cil antérieur. — *t.*, tête. — *f.*, filament caudal. — *94*, une spermie portant un lobe protoplasmique à chacune de ses extrémités.

fig. 90, 91, 92). La vésicule acrosomiale, ou acrosome, est constituée *(v. a.* et *a.)*.

Nous assistons alors à la production du cil antérieur; d'abord court, il ne dépasse pas les limites de la cellule (pl. VIII, fig. 91 et 92, *c. a.*), il se développe par la suite.

La partie apicale de la spermatide a dès ce moment une structure qui se rapproche de la structure type décrite par Parat (1933) et que nous pouvons résumer comme suit :

La partie antérieure, au-dessus du noyau, de la spermatide ou du spermatozoïde est divisée en deux zones :

Une zone inférieure, ou capuchon céphalique, appliquée contre le noyau et qui constitue l'acrosome; au centre se trouve le centrosome antérieur;

Une zone supérieure, le perforateur, souvent pointue, traversée par un cil immobile né du centrosome intraacrosomien qui a la valeur d'un blépharoplaste.

Chez *Dilta,* le perforateur n'est pas différencié, mais nous trouvons l'acrosome et le filament. Nous ne voyons pas le centrosome intraacrosomien quand la spermatide est pourvue du cil antérieur, mais nous l'avons reconnu dans les jeunes spermatides, nous avons suivi son ascension et nous savons qu'il se trouve quelque part, au sommet du noyau, où notre technique est impuissante à le mettre en évidence.

L'apparition du cil antérieur coïncide avec le début de l'allongement du noyau (pl. VIII, fig. 92). Sur les frottis, la spermatide n'étant plus comprimée par les cellules voisines, le noyau montre très tôt (fig. 92) une tendance à la spiralisation que nous retrouvons, mais bien plus tard, sur les coupes.

Dans l'état figuré en 92, l'acrosome est net, mais le corps parabasal a disparu. Nous ne savons pas ce qu'il est devenu. Le filament caudal, à ce stade, a sans doute atteint sa longueur définitive; il est fréquemment sectionné lors de la confection des frottis, parce que les lobes protoplasmiques (fig. 92, *l. p.*) adhèrent sur la lame et ne suivent pas la cellule.

Des lobes peuvent être évacués le long du filament antérieur, comme le long du filament caudal (pl. VIII, fig. 94, une spermatide de petite génération).

Le spermatozoïde est filiforme (pl. VIII, fig. 93). La tête se colore fortement sous l'action de l'hématoxyline. Le cil antérieur affecte fréquemment la forme d'une boucle. La longueur totale moyenne du spermatozoïde est de 250 à 300 μ, la tête ayant à elle seule 150 à 180 μ. Cette dimension peut varier, comme conséquence de l'inégalité de la taille des spermatides.

C. — La spermiogénèse étudiée sur frottis fixés au Tupa et colorés a l'hématoxyline (évolution du chondriome)

Technique. — Les frottis sont effectués comme nous l'avons déjà indiqué, et ils sont fixés pendant quatre heures dans le liquide de Tupa (*C. R. Soc. Biol.*, 1921, t. LXXXV, p. 848). Ce fixateur a l'avantage de supprimer le mordançage chromique.

Nous avons coloré à l'hématoxyline Regaud, selon les indications de Tupa.

Evolution du chondriome pendant les premiers stades de la spermiogénèse. — Nous avons déjà noté qu'une fixation pendant quatre heures au Nawaschin, liquide qui renferme de l'acide acétique réputé comme grand destructeur du chondriome, nous a permis de saisir les grandes lignes de l'évolution de ce dernier.

Nous réservons le nom de chondriome à ce qui, dans le cytoplasme, est conservé après fixation au Tupa dit fixateur mitochondrial.

Pendant les divisions de maturation, le chondriome est réduit à des granules, en nombre restreint (de quatre à six). Cette pauvreté ne laisse pas supposer la richesse du chondriome des jeunes spermatides.

Le filament caudal est difficile à apercevoir dans les cellules, mais la position du corps parabasal, fortement coloré, permet de les orienter.

Dans la jeune spermatide pourvue d'un filament caudal (pl. IX, fig. 95), le chondriome est nettement polarisé. Il est constitué par des masses de forme très irrégulière (petits amas ou chondriocontes grêles) disséminées dans la partie basale quand la cellule est étirée, mais formant une coupe dans laquelle repose le noyau quand la cellule est arrondie. C'est le *Nebenkern*.

Bientôt les éléments du *Nebenkern* se répartissent en deux groupes (pl. IX, fig. 96). Une partie s'agglomère autour du filament caudal et lui constitue une gaine par endroits, l'autre partie *(l.)* effectue une ascension le long du noyau, nous l'avions déjà vue sur les frottis fixés au Nawaschin. Cette dernière partie représente l'*idiozome* des auteurs, les *lépidosomes* de Parat.

Le chondriome basal est éliminé dans un lobe protoplas-

mique, tout d'un coup ou en plusieurs fractions. Nous n'en trouvons plus aucune trace dans les spermatides dont la vésicule acrosomiale est constituée (pl. IX, fig. 99). Ainsi donc le spermatozoïde de *Dilta* se différencie de celui des insectes dont la spermatogénèse est déjà connue par l'absence de pièce intermédiaire. Notons que chez le Péripate, Montgomery (1912) (cité par Bowen, 1924) n'a pas trouvé de pièce intermédiaire. P.-P. Grassé (1929), chez le Crapaud accoucheur, signale que la majeure partie des mitochondriomes est expulsée et la pièce intermédiaire est très petite. Parmi les animaux, le Péripate et *Dilta* occupent donc à ce point de vue une place extrême.

Les éléments idiozomiques, tout d'abord épars, se rassemblent en un peloton ovoïde qui continue l'ascension (pl. IX, fig. 97). Losqu'il est arrivé au sommet de la spermatide, les mitochondries s'étalent en une coiffe (pl. IX, fig. 98).

Nous n'avons pas vu, auparavant, de vacuole supranucléaire (celle-ci était perceptible sur les frottis fixés au Nawaschin) ; la vésicule acrosomiale apparaît lorsque les mitochondries l'entourent et qu'elle se remplit d'une substance sidérophile devenant alors l'acrosome proprement dit (pl. IX, fig. 99).

A partir de ce moment, nous voyons descendre, dans le cytoplasme (fig. 99), des corps qui représentent sans doute des résidus de lépidosomes et qui passent dans un lobe protoplasmique.

Ainsi donc les fixations au Nawaschin, aussi bien que celles faites au Tupa, nous montrent que la vésicule supranucléaire se remplit d'une substance sidérophile quand une partie du chondriome (au sens large du mot) vient à son contact.

Le Nawaschin agissant pendant quatre heures — grâce sans doute à la présence d'acide chromique — ne détruit pas complètement le chondriome, il en agglomère les éléments qu'une fixation au Tupa permet de dissocier.

La richesse du chondriome dans les jeunes spermatides, comparée à l'indigence des spermatocytes, pose le problème tant discuté de la génèse de ce constituant cytoplasmique. On lira avec profit la revue critique des travaux relatifs à cette question dans le mémoire d'Hosselet (1931) sur le chondriome des Insectes. Cet auteur admet que le chondriome se forme aux dépens de la substance nucléolaire passant dans le cytoplasme soit à l'état figuré, soit à l'état dialysable. Ainsi pourrait-on expliquer la disparition du nucléole au moment

des divisions de maturation des éléments mâles, disparition notée par tous les cytologistes. Nous avons indiqué que chez *Dilta* le nucléole se fragmente, avant de disparaître en diacinèse.

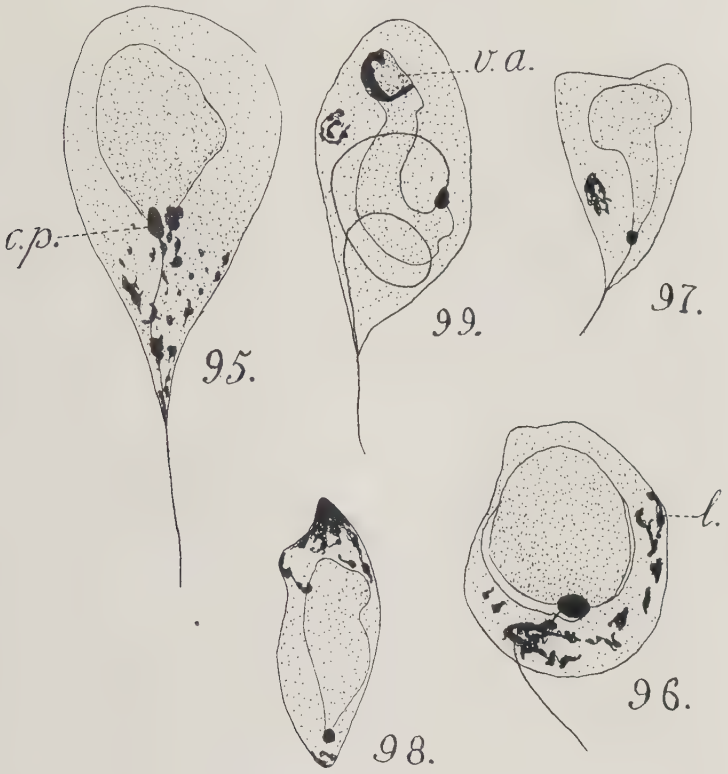


PLANCHE IX

Frottis fixé au TUPA pendant quatre heures et coloré à l'hématoxyline REGAUD.

95 à *99*, évolution du chondriome. — G. 1500 x 3/4.

En ce qui concerne le travail d'HOSSELET, nous ferons remarquer, en anticipant sur ce que nous dirons à propos du nucléole, que la disparition de ce dernier a été constatée non seulement à l'occasion des divisions de maturation des cellules sexuelles, mais aussi au moment des ultimes stades de la prophase des cellules somatiques, sans que, dans ces dernières,

on ait noté un enrichissement du chondriome. Il y a un cycle de la substance nucléolaire, mais nous verrons plus bas que ce cycle, très certainement, ne dépasse pas les limites du noyau.

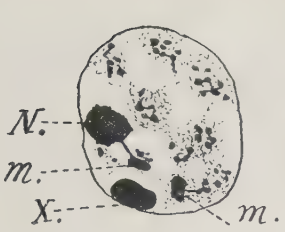
D. — Examens a l'état frais

Technique. — On dissèque les testicules, on les porte sur une lame dans une goutte de Ringer et sous le binoculaire, on pratique deux ou trois tranches dans la partie antérieure de chaque poche testiculaire, on isole ainsi les cystes âgés qui contiennent des spermatocytes I et des spermatides à tous les stades de développement. On a peu de chances de rencontrer des spermatocytes II dont la vie est très courte. Les divers éléments, de forme sphérique, se répandent dans le Ringer. Les cytes I sont facilement reconnaissables à leur grande taille, les spermatides, beaucoup plus petites, sont identifiables dès leur premier âge par la présence du flagelle entièrement contenu dans le cytoplasme.

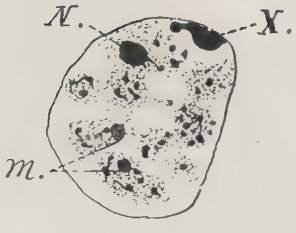
Les spermatozoïdes serpentent sur la lame, plus d'une demi-heure après l'isolement des testicules, l'observation est donc bien vitale. Quand les spermatozoïdes sont demeurés dans les cystes que le scalpel a épargnés, on les voit, au travers de la membrane transparente du testicule, accomplir de faibles mouvements de reptation. Le cil antérieur n'est pas visible, même à l'immersion. Les spermatozoïdes libérés nagent rapidement dans le Ringer (pl. X, fig. 106) ; ils présentent à leur partie antérieure une boucle formée par le cil antérieur, boucle qui a entraîné, par un phénomène bien connu de tension superficielle, une parcelle de cytoplasme résiduel contenu dans les derniers cystes testiculaires. Sur coupes, les lobes protoplasmiques antérieurs sont rares dans les testicules, mais nous en trouvons une très grande quantité dans les voies déférentes et dans la vésicule séminale qui précède le canal éjaculateur.

Lorsque la tête de la spermatide est devenue filiforme, la spiralisation que nous avons signalée l'amène à prendre la forme d'un ressort à grand rayon et à petit nombre de spires (pl. X, fig. 104). Dans ce mouvement la tête entraîne le cytoplasme qui l'entoure et celui-ci se rétracte en une boule qui contient le ressort.

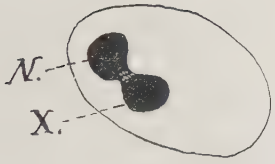
Si nous faisons agir du Rouge neutre au 1/1.000 sur les



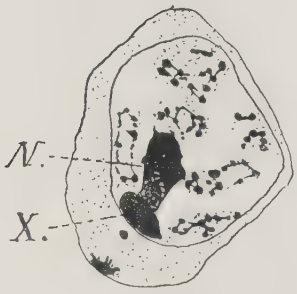
100.



101.

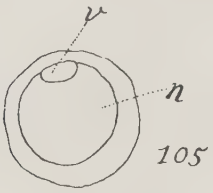


102.



103.

104



105

106

Planche X

100 à *103*, noyaux de spermatocytes de premier ordre au cours du stade postsyndétique.

Fix. Nawaschin. — Col. hématoxyline Regaud. — G. 1.500.

100 et *101*, présence dans le noyau de masses *m*. sidérophiles, mais Feulgen-négatives, qui représentent peut-être des micronucléoles nés du bourgeonnement du nucléole. — *102* et *103*, association entre nucléole et hétérochromosome.

104, *105* et *106*, examens de spermatides et de spermatozoïdes à l'état vivant (dessins à main levée).

104, une spermatide âgée, la tête filiforme, spiralée, a amassé le cytoplasme en une boule. — *105*, jeune spermatide, le Rouge neutre met en évidence la vacuole supra-nucléaire (*v.*). — *106*, spermatozoïdes, le cil antérieur, en forme de boucle, a retenu une portion de protoplasme. La flèche indique le sens de la progression.

préparations ainsi faites, nous voyons dans la jeune spermatide, dépourvue de filament caudal, rougir une vacuole, plus ou moins importante, en contact avec le noyau (pl. X, fig. 105). Elle représente la vacuole supranucléaire dont nous avons parlé.

VIII. — COMPORTEMENT DU NUCLÉOLE PENDANT LE STADE POSTSYNDÉTIQUE

On se rappelle que pendant le stade strepsitène, le nucléole se fragmente en gros granules. Puis, dès le début du stade postsyndétique, il est représenté par une masse finement granuleuse, diffuse, qui émet des prolongements l'unissant aux masses autosomiques (pl. III, fig. 34).

Par la suite, le nucléole se condense en un corps arrondi prenant fortement l'hématoxyline, mais Feulgen-négatif (pl. X, fig. 100; et pl. III, fig. 38), et relié aux autosomes pendant une grande partie du stade postsyndétique par de minces filets.

Pendant la même période, le nucléole peut s'unir aussi à l'hétérochromosome, mais, dans ce cas, le tractus d'union est très épais (pl. X, fig. 102, 103). Charlton (1921) a noté aussi chez *Thermobia domestica* des adhérences entre le nucléole et les deux hétérochromosomes.

Ceci nous montre une chose, c'est que la place relative du nucléole chez *Dilta* n'est pas immuable dans le noyau. Cet organite doit pouvoir entrer en contact, successivement, avec les autosomes et l'hétérochromosome.

Au cours de cette phase d'union, nous voyons apparaître, dans les masses autosomiques, de gros granules sidérophiles qu'il ne nous a pas été possible de retrouver sur des préparations au Feulgen (pl. X, fig. 100, 101, *m.*). Nous pensons qu'il s'agit là de masses de substance nucléolaire filées à l'extrémité des tractus d'union. Il se produit, très probablement, un bourgeonnement nucléolaire aboutissant à la formation de micronucléoles inclus dans les masses autosomiques.

Le bourgeonnement cesse à la fin du stade postsyndétique où le nucléole se fragmente, comme Naville (1937) l'a vu au même moment chez *Bombyx mori*.

En tenant compte des faits que nous venons de signaler et du peu que nous savons sur le comportement du nucléole dans

d'autres objets, nous pouvons croire à une incorporation véritable de substance nucléolaire aux chromosomes. Nous avons noté la diminution dans la taille du nucléole quand les chromosomes diacinétiques sont définitivement constitués.

Chez les végétaux, en particulier chez *Lathræa clandestina*, P. Dangeard (1934, 1937, *a* et *b*) a montré que dans le noyau à l'état quiescent (rappelons que le noyau du cyte I de *Dilta* est dans un état quiescent pendant le stade postsyndétique) les portions de chromatine (les chromocentres), sous la forme de gros corpuscules, sont appliqués contre la membrane nucléaire. Certains sont reliés au nucléole par des tractus de substance colorable de nature chromatinienne et non nucléolaire. Pour l'auteur, il s'agirait de simples phénomènes d'adhérence plutôt que d'un échange entre nucléole et chromatine. Cependant, il n'ose rien affirmer. Il signale aussi chez *Lathræa* et chez *Arum italicum* des corpuscules placés contre le nucléole et qui sont sans doute des micronucléoles qui, chez *A. italicum*, pourraient se détacher (comme nous le supposons chez *D. littoralis*). Des micronucléoles se trouvent aussi chez d'autres plantes; leur étude, dit P. Dangeard, n'est pas faite et leur rôle n'est peut-être pas négligeable.

En ce qui concerne les animaux, et si nous nous en tenons aux cellules germinales, les travaux récents nous laissent prévoir que l'association entre nucléole et chromosomes est un fait dont le caractère de généralité s'imposera quand on portera l'attention sur ce point particulier de la cytologie des cellules sexuelles.

Chez *Bombyx mori*, Naville (1937) décrit dans les jeunes spermatocytes I deux nucléoles distincts qui s'unissent au stade zygotène pour se séparer au pachytène. Pendant la deuxième contraction (qui fait défaut chez *Dilta*), les deux nucléoles s'unissent encore pour, rapidement, s'isoler à nouveau. Pendant cette courte période d'union, on peut apercevoir dans le nucléole unique, très pâle, deux bâtonnets colorés qui représentent un chromosome double. Indiquons que l'union des nucléoles se produit encore à la diacinèse.

Des phénomènes présentant quelque analogie avec ceux-ci avaient été signalés par Kawaguchi (1933) chez les femelles du même Lépidoptère, où les nucléoles des jeunes ovocytes et des cellules nourricières possèdent souvent, à l'intérieur même, une paire de chromosomes. Avant l'apparition de la diploténie, une paire chromosomique est fixée à la périphérie du nucléole peu coloré.

Mais dans les travaux précités nous ne trouvons aucune précision sur la nature des chromosomes associés au nucléole. Certains auteurs admettent que seul l'hétérochromosome est en mesure de contracter pareille association.

Berlèse, dans son traité magistral de 1909, note dans le spermatocyte I de *Gryllus domesticus*, d'après une préparation de Brunelli, l'union de l'hétérochromosome et du nucléole aboutissant à la formation d'une sorte de nucléole mixte (sa fig. 1218).

En 1914, Seiler avait pensé à l'existence d'une hétérogamétie chez les femelles de divers Lépidoptères, hétérogamétie du type XO. Par la suite, certains cytologistes, en particulier Makino (1935), ont montré que cette hétérogamétie n'apparaît pas au moment des cinèses réductionnelles, la paire hétérochromosomique étant homomorphe dans la plupart des cas; cependant l'hétérochromosome pourrait être aisément reconnu parce que lui seul est capable de s'unir au nucléole, les autosomes demeurant toujours libres.

Naville (1937) oppose à cette conception les observations d'une de ses élèves, M[lle] Seniha Pinar, sur les Diplopodes. Elle relate, dans un travail non publié en 1938 (1), qu'à l'approche de la diacinèse, plusieurs paires chromosomiques (jusqu'à cinq paires) peuvent se fixer sur le nucléole et pourtant il n'y a qu'un hétérochromosome dans les espèces étudiées.

Cependant Steopoe, en 1932, chez *Nepa cinerea*, nous apprend que dans le spermatocyte les cinq hétérochromosomes (du type XY, X se divisant en quatre corpuscules), au cours du repos postsyndétique, ont leur chromatine qui s'accumule à la surface du nucléole. Aucun des autosomes ne présente cette particularité.

De la lecture des travaux que nous avons analysés sur le problème de l'union du nucléole avec les chromosomes, nous retirons l'impression que si, dans certains cas, l'hétérochromosome seul est capable de s'unir au nucléole, dans d'autres cas tous les chromosomes, sans distinction, peuvent le faire.

En ce qui concerne *Dilta*, pendant le stade postsyndétique l'union du nucléole avec l'hétérochromosome ne fait aucun doute (pl. X, fig. 102 et 103), pas plus que l'union avec les masses autosomiques. La première est très étroite, la seconde

(1) Nous ne savons pas si, à l'heure actuelle, le travail de M[lle] Seniha Pinar a été imprimé.

se fait par l'intermédiaire de tractus filiformes (pl. III, fig. 38).

Nous avons admis, en outre, pour le nucléole, la possibilité d'un bourgeonnement ayant pour résultat la production de micronucléoles qui s'accolent aux masses nucléaires autosomiques (pl. X, fig. 100 et 101).

Une telle production de micronucléoles, pendant le stade postsyndétique, est-elle particulière à *Dilta* ? Nous ne le pensons pas. Moore et Robinson, en 1905, ont étudié le comportement du nucléole dans la lignée mâle de *Periplaneta americana* et les faits qu'ils décrivent sont à rapprocher de ceux que nous avons indiqués pour *Dilta*.

Dans le noyau au repos *(the resting-condition)* du cyte I de *P. americana,* un nucléole apparaît, *de novo,* qui ne se forme pas du tout aux dépens des restes du nucléole de la spermatogonie. Le noyau est occupé par un fin réticulum. Le nucléole, quand le réticulum est bien constitué, est fortement chromophile, il est en contact avec la membrane nucléaire et se divise en deux parties. En même temps les auteurs notent, sur le réticulum, la présence de nombreux corpuscules qu'ils nomment « karyosomes ». Certains, arrondis, ont attiré leur attention (deux dans la figure 7), puisqu'ils les ont désignés par la lettre K dans la légende du dessin. Le nucléole, ensuite, devient simple pendant que le noyau subit les phases typiques de la préméiose et disparaît à la première division de maturation, comme avait disparu le nucléole de la spermatogonie à la division de celle-ci. Les auteurs ne se sont pas posé la question de savoir ce que pouvaient représenter les karyosomes. Actuellement nous pourrions savoir s'ils sont faits de chromatine. Mais nous dirons que le fait d'apparaître en même temps que la bipartition du nucléole est une forte présomption en faveur de leur valeur micronucléolaire, valeur que nous accordons aux masses *m.* (fig. 100 et 101) du noyau du cyte I de *Dilta* au stade postsyndétique.

Que se passe-t-il pendant l'union des chromosomes et du nucléole et celle des micronucléoles aux masses autosomiques, spécialement chez *Dilta* ?

Les cytologistes sont réduits aux hypothèses. Nous ferons simplement remarquer que ces phénomènes se placent toujours, dans le noyau du cyte I, pendant la période de quiescence et cessent quand les chromosomes, définitivement constitués, vont entrer en diacinèse, prélude de la division. Pouvons-nous avancer qu'à l'occasion des contacts il se pro-

duise un passage de substance nucléolaire vers la chromatine, puisque le nucléole, à ce moment, diminue de taille avant de disparaître complètement ? C'est hypothèse pure. Un fait, cependant, paraît certain, c'est que le nucléole n'est pas, comme bien des auteurs l'ont écrit, une réserve de chromatine. Steopoe (1932) a démontré, en appliquant la méthode Feulgen, que dans les spermatocytes de *Nepa cinerea* et de *Naucoris cimicoïdes* le nucléole ne prend jamais le réactif fuchsine-sulfureux, même quand les autosomes deviennent très pâles; de plus, quand les hétérochromosomes se rassemblent à la surface du nucléole — comme nous l'avons indiqué plus haut — l'auteur ne constate jamais de diffusion de la chromatine dans l'intérieur du nucléole. Mais nous ne pouvons pas rejeter, *a priori*, l'hypothèse d'une diffusion en sens inverse, hypothèse qu'il ne sera possible de confirmer ou d'infirmer que lorsque nous connaîtrons une méthode histochimique — complémentaire de la méthode nucléale de Feulgen — qui nous permettra de colorer électivement le nucléole.

IX. — COMPORTEMENT DE L'HÉTÉROCHROMOSOME PENDANT LE STADE POSTSYNDÉTIQUE

La forme de l'hétérochromosome varie quelque peu pendant le stade postsyndétique.

Il paraît homogène sur les préparations colorées à l'hématoxyline. Mais la méthode de Feulgen indique que pendant ce stade il peut présenter un commencement de désintégration (pl. III, fig. 39), celle-ci ne se produisant qu'au seuil de la diacinèse (pl. III, fig. 40).

Il est toujours appliqué contre la membrane nucléaire; il peut émettre un ou deux prolongements, en contact avec la membrane, prolongements terminés parfois par un corpuscule (pl. X, fig. 101). Ceci dénote une certaine activité.

De plus, ce que nous savons sur le comportement du nucléole, sur l'évolution des masses autosomiques nous permet de dire que, pendant le stade postsyndétique, il n'y a pas, à proprement parler, de repos du noyau. C'est pourquoi nous avons préféré dire « stade postsyndétique » plutôt que « repos postsyndétique » (ce dernier terme est employé par Favrelle [1934]).

X. — COMPARAISON DE LA SPERMATOGÉNÈSE DE *DILTA LITTORALIS* AVEC CELLE DE *THERMOBIA DOMESTICA*

Parmi les Thysanoures, seule la spermatogénèse de *Thermobia domestica* Packard est connue grâce aux travaux de Charlton (1921), de Bowen (1924), de Gatenby et Mukergi (1929).

Les spermatogonies, les spermatocytes de ce Lepismidé ont été correctement interprétés par Charlton. Il n'en a pas été de même pour la spermatide; elle se transformerait, selon lui, en un spermatozoïde si particulier, que Bowen a jugé nécessaire d'en reprendre l'étude. Cependant, Bowen décrit le spermatozoïde de *Thermobia* comme une forme nettement atypique. A Gatenby et Mukergi revient le mérite de montrer que la spermatogénèse de ce Thysanoure entre dans le cadre général.

Nous résumerons les travaux des auteurs que nous venons de signaler et, chemin faisant, nous noterons les points de comparaison avec ce que nous savons de *Dilta littoralis*. Notre comparaison présentera des lacunes; en effet, tandis que nous nous sommes astreint à rechercher, dans la préméiose de *Dilta*, un grand nombre d'intermédiaires entre les stades typiques classiques, Charlton a « brulé » les étapes. Nous élevons cette critique, d'abord parce que les principaux stades décrits chez *Thermobia* par Charlton se retrouvent tous et avec les mêmes caractères chez *Dilta*, ce qui laisse présumer une ressemblance très étroite sinon une identité, ensuite parce que Bowen, qui a étudié les préparations que lui a communiquées Charlton, déclare que certains stades lui manquent pour établir l'histoire complète des gamètes.

La spermatogénèse chez *Thermobia domestica*

a) *D'après Charlton (1921)*

Les spermatogonies de *Thermobia* ont leur chromatine granuleuse distribuée en une zone contre la membrane nucléaire; dans leur noyau se différencient vite deux hétérochromosomes qui retiennent l'hématoxyline. Nous avons noté chez *Dilta* la

présence d'un seul chromosome sidérophile dans le noyau, au repos, de la spermatogonie.

Au cours de la télophase, les hétérochromosomes de *Thermobia* se fractionnent en corps sphériques inégaux (de trois à huit, six plus communément). Il s'agit peut-être là de ce que nous avons interprété comme zygoténie précoce de l'hétérochromosome chez *Dilta*.

Il se forme ensuite de délicats filets qui s'enroulent et nous arrivons au stade de la contraction, où les filaments sont pelotonnés et localisés sur un côté du noyau. Nous avons montré que chez *Dilta* le stade de la contraction (le stade prézygotène *b*) était précédé par un leptotène typique non décrit par Charlton. Les filaments de la contraction chez *Thermobia* sont plus fins que chez *Dilta* et chez ce dernier la localisation au bord du noyau coïncide avec le déroulement des *gemini*.

Le stade en bouquet succéderait rapidement à celui de la contraction chez *Thermobia* et Charlton dit qu'il n'a pu saisir l'union côte à côte des filaments, autrement dit le stade zygotène, que nous avons nettement aperçu chez *Dilta;* il note cependant que les filaments de la contraction se dégagent et qu'ils deviennent plus épais, c'est sans doute le signe d'une zygoténie que de mauvaises fixations ne lui ont pas permis d'analyser.

Par la suite, dans la description de Charlton, nous ne trouvons rien qui indique un diplotène ni un strepsitène, précédé des mouvements de *gemini,* tels que nous les avons décrits. Il dit simplement qu'il est difficile de suivre les filaments après le pachytène.

Par contre, il a observé un stade auquel il ne donne aucun nom particulier, mais que nous rapportons aisément au stade postsyndétique. Il est caractérisé, chez *Thermobia,* par une disposition de la chromatine en masses irrégulières (nos masses nucléaires) unies par des anastomoses. Par une condensation ultérieure ces masses, dit Charlton, donnent les prochromosomes. Il affirme que la diacinèse, stade des tétrades, n'est jamais apparente. Nous avons vu que chez *Dilta* la diacinèse est très courte, sans doute en est-il de même chez *Thermobia* où Charlton n'a pas réussi à fixer ce stade. L'auteur ne donne aucune indication sur la durée relative du stade postsyndétique, sur la structure des masses nucléaires, ni sur l'évolution de ces dernières. Sa figure 30 nous les présente

comme des plages finement granuleuses et uniformes, images que nous avons obtenues chez *Dilta* quand la différenciation était excessive.

Dans le noyau du cyte I de *Thermobia* il y a aussi un gros plasmosome ou nucléole et un planosome qui apparaît tardivement.

Les deux hétérochromosomes réduits en grains à la télophase s'individualisent ensuite et se présentent, avant la contraction, sous la forme de deux filets plus chromophiles que les filaments autosomiens. Charlton note l'union des deux hétérochromosomes et du nucléole, fait que nous avons relevé chez *Dilta*.

Il a aussi observé des modifications dans la forme de l'hétérochromosome au cours du repos postsyndétique, il les dessine mais n'en parle pas dans le texte.

Il mentionne un deuxième petit nucléole, apparaissant brusquement dans le noyau, et qui pourrait s'unir au gros nucléole. A notre avis, et après tout ce que nous avons dit à propos du nucléole, nous pensons que le petit nucléole résulte du bourgeonnement du gros.

A la première division de maturation les deux hétérochromosomes allongés, inégaux, unis par un ruban, suivent les autosomes arrondis pendant la montée aux pôles et ne sont pas en avance comme l'hétérochromosome unique de *Dilta*. Ils passent tous deux dans un cyte II.

Pendant l'intercinèse, les deux hétérochromosomes sont bien visibles.

Les nombres des chromosomes sur les plaques anaphasiques de la deuxième division de maturation sont seize et dix-huit. Charlton trouve des spermatides à seize chromosomes, d'autres à dix-huit.

Les chromosomes de la spermatide perdent rapidement leur individualité, ils la conservent au contraire chez *Dilta*. Ils se résolvent chez *Thermobia* en très petits grains de chromatine qui se disposent contre la membrane nucléaire. Le centrosome est en forme de baguette; une extrémité, portant un granule, est contre la membrane nucléaire, l'autre sur la membrane de la cellule.

Puis la chromatine se condense au centre du noyau, laissant autour d'elle une vacuole, comme chez *Dilta*. Le granule centrosomien appliqué contre le noyau donne naissance à un deuxième centrosome, qui lui-même se divise encore en deux.

La baguette centrosomiale s'applique contre la membrane nucléaire, le filament caudal apparaît, le centrosome monte le long du noyau et va se placer à l'apex du nucléus. Charlton le considère alors comme l'acrosome, directement formé par le centrosome, auquel demeure pendu le filament, qui serpente à la surface du noyau et qui deviendra le flagelle du spermatozoïde mûr.

La spermatide de *Thermobia* possèderait une pièce médiane dont l'histoire n'a pas été élucidée par Charlton. Il lui donne comme origine un corpuscule noté *X*, situé à proximité du noyau ou même contre lui et qui grossit tout en allant vers sa position définitive, à la base du noyau. L'auteur n'a pu suivre la destinée des deux centrosomes nés de la baguette centrosomienne. Instruit des travaux de Wilson qui admet que la pièce médiane du spermatozoïde contient un ou deux centrosomes ou est, elle-même, un centrosome métamorphosé, Charlton pense que la pièce médiane de *Thermobia* provient des deux centrosomes accessoires fusionnés en un corpuscule noté *X*.

Le spermatozoïde mûr de *Thermobia* est de grande taille : 400 à 600 μ, il porte une membrane ondulante partant du sommet. La limite externe de la membrane est constituée par le filament qui a suivi le centrosome (acrosome) dans sa montée. Il ne reste aucune trace de la pièce médiane, la limite entre la tête et le filament caudal n'est pas marquée.

b) *D'après Bowen (1924)*

Surpris par la structure de la spermatide de *Thermobia*, telle qu'elle a été décrite par Charlton, Bowen, en 1924, reprend l'étude de la spermiogénèse sur les préparations de Charlton.

Il note, comme ce dernier, la migration en avant du centrosome porteur du flagelle, mais il ne reconnaît pas au centrosome, devenu apical, aucune des caractéristiques d'un acrosome. Pour lui, l'acrosome est la pièce médiane de Charlton, acrosome en position anormale puisqu'il se trouve à la base du noyau. Le corpuscule noté *X* par Charlton, au moins sur les figures qui représentent de jeunes spermatides, n'intervient aucunement dans la formation de l'acrosome.

Bowen reconnaît, dans le cytoplasme, les « corps de Golgi »

ou « dictyosomes », ces corps particuliers qui, d'après lui, Gatenby et bien d'autres, sécrètent l'acrosome. Ces corps se groupent, tout en gardant leur individualité, dans la région de la spermatide où apparaîtra la « pièce médiane » de Charlton; il en déduit que cette pièce est bien l'acrosome. Cependant Bowen n'a pu suivre les étapes du dépôt de l'acrosome, il n'a pas aperçu la vésicule acrosomiale.

Il ne dit rien des centrosomes accessoires de Charlton.

En somme, pour Bowen, centrosome et acrosome ont dans la spermatide de *Thermobia* une position inverse. Qu'on se représente une spermatide typique dont le complexe centrosome-noyau-acrosome aurait tourné de 180° autour du centre du noyau et on aura l'image de la spermatide de *Thermobia* décrite par Bowen.

c) *D'après Gatenby et Mukergi (1929)*

Ces deux auteurs décrivent à nouveau la montée du centrosome entraînant le filament, mais montrent que, selon le mode typique, l'acrosome apparaît au sommet du noyau, près du centrosome qui, seul, est en position atypique.

La « pièce médiane » de Charlton ou « acrosome » de Bowen est un corps que Gatenby avait auparavant caractérisé et nommé « granule post-nucléaire » *(post-nuclear granule)*. Il prendrait naissance dans le cytoplasme et se placerait sous le noyau après avoir grossi.

Notons que, un peu plus loin, nous serons amené à assimiler le granule post-nucléaire au corps parabasal.

Le corps post-nucléaire est très développé dans la spermatide de *Dilta*.

Ces auteurs indiquent une division du centrosome alors que le filament est développé, mais ne disent rien sur le comportement du centrosome-fils.

Les points les plus importants de la comparaison entre la spermiogénèse de *Dilta* et celle de *Thermobia* sont les suivants :

Chez *Dilta* les chromosomes de la jeune spermatide gardent leur individualité au lieu de se résoudre en des masses granuleuses, peu sidérophiles, comme chez *Thermobia*. Chez *Dilta* les chromosomes s'agglomèrent en un faisceau compact, toujours sidérophile pendant la période d'allongement.

Le centrosome se divise chez *Dilta* comme chez *Thermobia*. Chez *Thermobia* nous ne connaissons pas la destinée du centrosome-fils qui, chez *Dilta*, va se placer au-dessus du noyau et donne vraisemblablement naissance au cil antérieur.

Chez *Thermobia* le centrosome flagellifère se place à la partie supérieure du noyau (comme le centrosome-fils chez *Dilta*).

Le corps parabasal de *Dilta* et celui de *Thermobia* sont bien développés.

Le spermatozoïde de *Dilta* est moins long que celui de *Thermobia;* il est dépourvu de la membrane ondulante, qui est présente sur le spermatozoïde de *Thermobia*, le filament caudal naissant au-dessous du noyau.

XI. — DISCUSSIONS

Au cours de ces discussions nous reviendrons sur le stade postsyndétique et sur quelques dispositions particulières.

A. — Le stade postsyndétique

Le stade postsyndétique s'intercale entre le strepsitène et la diacinèse. Il est caractérisé, chez *Dilta*, par la transformation des *gemini* en des masses dont nous avons étudié la structure : chromomères disposés sur des cadres couplés et enveloppés d'un nuage moins chromophile. Les masses nucléaires sont unies par des anastomoses et le noyau acquiert, de ce fait, une structure réticulée comme un noyau quiescent. Tout cela justifie les différents noms donnés à ce stade : *diffuse-stage* (Wilson), *postsyndetische Interphase* (Bělar), repos postsyndétique (Favrelle).

Nous avons montré que pendant ce stade, chez *Dilta*, les masses autosomiques présentaient des variations d'affinité pour l'hématoxyline; de plus, il est possible d'observer des transformations dans la structure du nucléole et des modifications de forme de l'hétérochromosome qui présente même, vers la fin, une amorce de désintégration. Enfin, nous avons admis un bourgeonnement du nucléole. Il résulte de tout cela que nous avons quelque scrupule à parler de quiescence, de repos véritable, et que nous avons préféré appeler cette période : stade postsyndétique.

Ce stade n'est pas particulier à *Dilta,* mais il a été rarement décrit ou observé. Il est présent dans la spermatogénèse de *Thermobia domestica.* Déjà en 1901, il avait intrigué De Sinéty chez les Phasmes. Wilson (1912) le caractérise chez le Rhynchote *Lygœus,* il en fait le stade *h* ou *diffuse-stage;* plus tard, en 1925, il croit qu'il aurait un caractère de généralité et que son absence serait une exception. Chez l'Hémiptère *Leptocoris trivitatus,* Yocom (1922-1923) le décrit et la constitution du noyau qu'il représente ressemble étonnamment à ce que nous avons trouvé chez *Dilta,* mais, comme nous le verrons plus tard, Yocom interprète autrement que nous les masses nucléaires. Depdolla (1927), traitant de la spermatogénèse dans le *Handbuch der Entomologie* de Schröder, le considère comme particulier aux Hémiptères. Robertson (1931) le trouve chez les *Tettigidae.* Steopoe (1931) en note la longueur dans la spermatogénèse de *Nepa cinerea.* Il dure beaucoup chez les Phasmes, où Favrelle (1934) l'étudie soigneusement, et assez longtemps chez *Bombyx mori* d'après Naville (1937).

Rappelons que chez *Dilta,* alors que les masses autosomiques sont claires, l'hétérochromosome est fortement sidérophile. Les préparations au Feulgen sont, à ce stade, particulièrement démonstratives (pl. III, fig. 39) ; l'hétérochromosome coloré en violet foncé tranche vivement au milieu des masses autosomiques beaucoup plus claires. Chez les Phasmes, Favrelle (1934) indique que l'hétérochromosome se détache toujours nettement au milieu du réseau nucléaire.

Quelle peut être la signification de ce stade ? Comme Favrelle, nous avons observé que le spermatocyte s'accroît notablement pendant toute cette période (pl. II, fig. 24; et pl. III, fig. 36) ; cet auteur la compare à celle du grand accroissement de l'ovocyte, pendant laquelle le noyau présente une perte de colorabilité et se transforme en vésicule germinative. « Cette assimilation, dit-il, diminue considérablement la grande différence entre les processus de maturation des deux sortes de gamètes, en la réduisant à une question de degré. » (p. 94, 95.)

Chez les Phasmes, Favrelle a essayé de pénétrer la structure du noyau en cet état de quiescence; quand la différenciation est peu poussée, les fins filaments de chromatine sont doubles par endroits; « on peut donc admettre, écrit-il, qu'il y a une certaine permanence des *gemini* du stade strepsitène :

leurs constituants s'allongeraient, s'écarteraient partiellement...; d'où la formation de boucles enchevêtrées produisant un aspect réticulé. » (p. 95.) Nos recherches sur le noyau du cyte I de *Dilta* confirment le fait; les *gemini* du strepsitène persistent, avec cependant une allure particulière chez *Dilta*, pendant tout le stade postsyndétique. Steopoe (1931) avait d'ailleurs noté la présence de filaments diplotènes au début du stade chez *Nepa cinerea*.

Il y a simplement, dans l'évolution du chromosome, un arrêt soupçonné par De Sinéty (1901), comme si la cellule était incapable d'accomplir à la fois ces deux fonctions importantes : nutrition active et préparation à la méiose.

B. — Le corps parabasal

Nous avons vu que, lorsque les spermatides étaient pourvues d'un filament caudal développé, celui-ci partait d'un corps globuleux, très gros par rapport au centrosome. Ce corps est aussi noir que la tête sur les préparations traitées à l'hématoxyline, mais il apparaît plus sidérophile que le noyau sur les frottis fixés au Nawaschin ou fixés au Tupa. Il n'est pas formé de chromatine comme le montrent les coupes traitées par la méthode de Feulgen (pl. VI, fig. 73).

Nous l'assimilons au « corps parabasal » des Flagellés (A. et M. Lwoff). Un tel rapprochement nous est indiqué par A. et M. Lwoff eux-mêmes : en 1931, à la suite de leurs recherches sur *Leptomonas ctenocephali*, ils ont admis que le corps parabasal des Flagellés peut se retrouver sur quelques spermatides décrites par divers cytologistes (spermatides du Kangourou, de la Salamandre, du Cobaye). Chez les Flagellés, c'est « en général un organisme transitoire et néoformé, au contact d'un centrosome ou d'un dérivé centrosomien » (A. et M. Lwoff, 1931, p. 209). D'après les auteurs, ce ne serait ni du chondriome, ni du vacuome, ni une sphère de lipide.

Chez *Dilta*, la masse en question est néoformée, rien dans le cytoplasme ou le noyau ne laisse présager son apparition. C'est une formation transitoire, qui disparaît quand le flagelle atteint sa taille définitive. Ses relations avec le centrosome sont manifestes puisque le filament caudal semble naître d'elle. Il n'est pas fait de chromatine, mais il est possible que cette dernière intervienne dans sa formation qui suit de peu l'entrée

en contact du centrosome et d'un chromosome (pl. IV, fig. 59, 60; pl. V, fig. 61, 62, 63, 64, 65). C'est donc bien un corps parabasal.

Nous avons examiné les figures des auteurs qui ont décrit la spermiogénèse chez *Thermobia domestica*. La « pièce médiane » de Charlton, l' « acrosome » de Bowen, le *post-nuclear granule* de Gatenby et Mukergi représentent sans aucun doute le corps parabasal. C'est une masse très sidérophile, appliquée contre la face postérieure du noyau. Les auteurs n'ont pu déterminer d'où elle venait et comment elle disparaissait. Le centrosome flagellifère de *Thermobia* passe en position apicale après avoir donné un ou deux centrosomes-fils dont les auteurs ont perdu la trace et qui sont peut-être englobés par le corps parabasal comme l'est, chez *Dilta*, le centrosome flagellifère demeuré en position typique.

C. — Structure dicentrique et spiralisation de la spermatide

La spermatide de *D. littoralis* présente une structure dicentrique. Le centrosome proximal flagellifère est rapidement englobé par le corps parabasal. Le centrosome antérieur, né du premier, s'incorpore à la pointe du fuseau de chromatine.

Typiquement (Parat, 1933), le centrosome antérieur donne naissance à un cil, un stéréocil, ou cil antérieur, que nous trouvons sur la spermatide de *Dilta*. En l'absence de granule, de blépharoplaste, visible à la base du cil antérieur chez *Dilta*, nous pouvons supposer que le centrosome antérieur s'étire en filament.

Les deux centrosomes sont fréquemment unis par un filament qui traverse le noyau dans un canal, c'est l'axostyle ou spirostyle de Champy (1913), le filament chromatique de Grassé et Tuzet (1927). Ce filament, qui pour Parat (1933) serait plutôt une desmose qu'un véritable flagelle intranucléaire, a été décrit dans divers groupes : Vertébrés (Champy, Bulliard, Anthony et Champy), Mollusques et Arthropodes (O. Tuzet). Chez *Dilta littoralis*, rien ne relie les deux centrosomes, aucun flagelle ne suit l'antérieur pendant son ascension et il nous paraît improbable qu'un filament parvienne à perforer, par la suite, la masse compacte du noyau. Nous ne voyons pas d'axe sur les frottis, où le noyau est bien étalé,

La spiralisation de la spermatide pendant la spermiogénèse est un phénomène courant. Elle est parfois transitoire, comme dans le cas de *Dilta* où la tête du spermatozoïde n'en montre plus de trace. Elle peut dans certains cas affecter le spermatozoïde mûr. Anthony et Champy (1921) supposent que les cellules germinales, moins soumises à l'action des agents extérieurs que les cellules du soma, ont moins évolué que ces dernières et que la spiralisation serait la persistance d'un caractère ancien.

Pour Champy (1913), la spiralisation du noyau aurait pour cause la torsion de l'axe qu'il nomme, pour cette raison, le spirostyle. Il cite le cas de tous les Batraciens étudiés par lui, celui du Coq et celui du Pigeon. Il indique cependant que, chez la Salamandre et chez *Rana esculenta,* l'axe est présent sans qu'il y ait spiralisation.

Chez *Dilta,* nous avons constaté une spiralisation transitoire pendant les tout derniers stades de la spermiogénèse. La spermatide n'ayant pas de filament chromatique, nous devons en rechercher la cause ailleurs que dans une torsion de l'axostyle. Peut-être est-ce la simple manifestation des propriétés physiques de la chromatine, propriétés analogues à celles qui entraînent les chromosomes dans les mouvements du strepsitène.

D. — Spermies couplées et tétraspermies

Les exemples de couplage des spermatozoïdes ne sont pas rares. Ils ont été décrits par Selenka (1887) chez l'*Opossum,* par Ballowitz puis Auerbach chez le Dytique (cités par Bataillon). Pour Ballowitz, les spermatozoïdes se coupleraient dans les portions moyennes du canal déférent, le couplage serait donc secondaire. Schitz (1920) note des spermatides et des spermatozoïdes bivalents chez *Murex trunculus.* Bataillon (1921) signale ce phénomène chez *Turritella communis* où il trouve deux noyaux spermatidiens dans un cytoplasme commun. En fin de spermiogénèse le couple se dissocie en deux spermatozoïdes isolés. Le couplage est donc primitif. Depdolla (1927), chez *Œdipoda,* signale des spermies à deux pièces intermédiaires et à deux flagelles, il les interprète comme spermies géantes, ce sont évidemment des spermies couplées à noyaux contigus. Odette Tuzet (1930) retrouve des

spermies couplées chez neuf des Prosobranches dont elle a étudié la spermatogénèse. Elle montre que chaque élément du groupe évolue normalement, la séparation ayant lieu avant la maturité des spermatozoïdes. Favrelle (1934) en décrit chez les Phasmes *Carausius juvenilis, Spyloidea panæticus* et surtout *Phyllium bioculatum*. Dans cette dernière espèce, en plus des spermies couplées, il y a fréquemment des tétraspermies (quatre noyaux dans un cytoplasme commun) et parfois même huit ou douze spermatides unies. Notons que, déjà en 1885, Gilson avait observé des tétraspermies (et des spermies couplées) chez les Orthoptères.

Chez les Phasmes, les spermies couplées et les tétraspermies évoluent normalement; le cytoplasme s'écoule vers l'arrière et les quatre spermatozoïdes se libèrent. Les groupements plus importants que les tétraspermies n'évoluent pas. Chez *D. littoralis*, seules les spermies couplées donnent naissance à deux spermatozoïdes, les tétraspermies dégénèrent rapidement.

E. — Les mouvements effectués, du diplotène au début du stade postsyndétique, par le geminus autosomique. La formation des cadres couplés postsyndétiques. Le « crossing-over » existerait-il dans la préméiose male de *Dilta littoralis* ?

Rappelons en quelques lignes ce que nous avons décrit, au sujet des *gemini*, dans le noyau du spermatocyte I, du début du stade diplotène jusqu'à la diacinèse. Nous avons montré que la diploténie du *geminus* est partielle, en ce sens que, toujours, un double chromomère — notre diplochromomère axial — situé approximativement au centre, demeure indivis pendant que les chromomères distaux se dédoublent. Puis, le *geminus* se recourbe, en s'allongeant, le diplochromomère axial occupant le sommet du pli et les quatre chromomères extrêmes se juxtaposent (pl. II, fig. 30). Au stade suivant, par un mouvement que nous pouvons comparer à celui effectué par un mètre pliant se refermant sous l'action de pressions exercées à ses extrémités, les filaments prennent la figure du strepsitène. Ce stade franchi, le *geminus* se détend et la disposition en chapelet des chromomères a fait place à la disposition sur cadres couplés que nous retrouvons pendant tout le stade postsyndétique. Les cadres sont de deux types

fondamentaux (pl. III, fig. 37) : généralement ils sont unis par un tractus; plus rarement ils ont un côté commun (1). A la diacinèse chaque cadre forme une dyade.

Nous avons schématisé la diploténie partielle du *geminus* dans la figure I de la planche XI. Nous avons figuré différemment les chromomères et les fibres d'union de chacun des constituants du *geminus*, le diplochromomère axial est indiqué par un cercle mi-blanc et mi-noir. *A*, *B*, *A'* et *B'* indiquent les chromomères extrêmes. *A* est homologue de *B* et *A'* de *B'*. La figure II schématise l'union des chromomères distaux.

Disons, avant d'aller plus loin, que nous ne nous faisons aucune illusion sur la valeur des modèles que nous proposons, nous leur demandons simplement de rendre compte des faits que nous avons observés.

Etant donné les mouvements effectués par les *gemini* dans le noyau en prophase, on a été amené à considérer que des forces jouent entre les chromomères qui constituent la chromatide. Deux principes ont été édictés par Darlington (1935) :

1° Entre les chromomères, des forces d'attraction existent dans le sens longitudinal; leur sens est indiqué par les fibres unissant deux chromomères d'un même chromosome. D'autres forces se manifestent dans le sens transversal par l'attraction ou la répulsion de deux chromomères homologues.

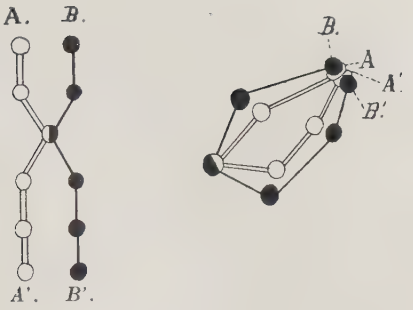
2° Quand ces deux catégories de forces viennent à varier, le « crossing-over » peut se produire.

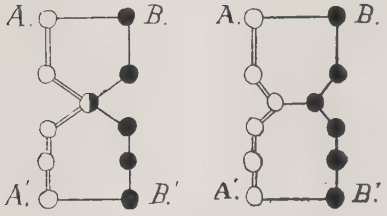
Revenons à nos schémas. Après l'union des chromomères extrêmes (fig. II), les deux cadres s'éloignent l'un de l'autre, et théoriquement nous concevons trois types de couples :

Type 1 (fig. III). — *A* est uni à *B*, *A'* à *B'*. Remarquons que ce type pourrait être réalisé dès le diplotène, sans mouvement particulier du *geminus* (fig. I). Nous devons l'éliminer, car, précisément au diplotène, nous constatons une répulsion entre *A* et *B*, entre *A'* et *B'*.

Type 2 (fig. IV). — *A* est uni à *A'* et *B* à *B'*. Deux cadres homomorphes prennent naissance. Puis les deux moitiés du diplochromomère axial se repoussent, les deux cadres sont unis par un filament. C'est le cas que nous rencontrons le plus fréquemment dans nos préparations.

(1) Dans ce dernier cas, il peut arriver que des tractus secondaires unissent d'autres chromomères opposés (fig. 37, pl. III), ou que les deux parties du diplochromomère axial deviennent indépendantes l'une de l'autre (pl. X, fig. 103, pour la masse autosomique à gauche du nucléole).





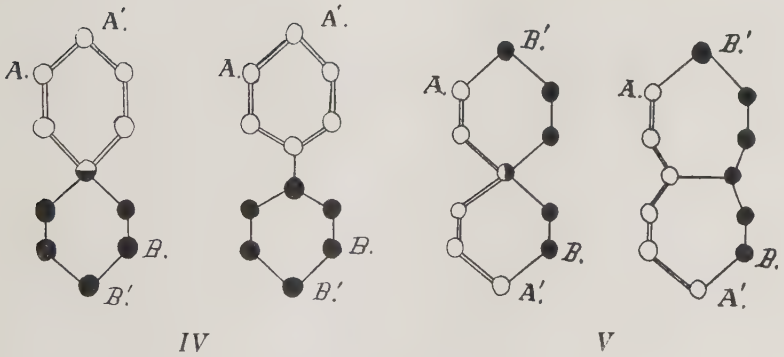


PLANCHE XI

Schémas représentant le geminus : en diploténie *(I)*, peu avant le strepsitène *(II)*, puis au sortir du strepsitène où il peut affecter les formes notées en *IV* (cas normal, le plus courant), *V* (cas de « crossing-over »).

A la diacinèse, chaque dyade sera constituée par les chromomères d'un même filament.

Ce type est en accord avec le premier principe de Darlington. La répulsion entre les deux parties du diplochromomère axial se manifeste plus tardivement que pour les autres.

Type 3 (fig. V). — *A'* est uni à *B*, *B'* à *A*. Les deux cadres sont hétéromorphes. La séparation des deux parties du diplochromomère axial juxtapose les cadres, un côté étant commun. Nous avons dit que ce cas était rare.

La dyade aura une constitution hétérogène.

Il est évident que, dans le type 3, une variation quelconque de la hauteur du diplochromomère axial sur le *geminus* aura une répercussion sur la constitution des cadres, tandis que, dans le type 2, la place du diplochromomère n'aura aucune influence sur la composition des cadres, puisque chacun comprendra toujours la totalité des chromomères d'un constituant du *geminus*. Il y a, dans le type 3, réalisation d'un « crossing-over » d'une forme spéciale; il y a eu variation dans les forces d'attraction entre les chromomères distaux *A*, *A'*, *B* et *B'* (deuxième principe de Darlington).

Il y a des cadres mixtes dans notre type 3, chacun donne une dyade et chaque dyade passe dans un spermatocyte II. Les cytes II-fils ont donc, dans ce type, des constitutions chromosomiques différentes.

Ainsi donc nous admettons d'une manière hypothétique, sur la simple observation des différences de structures des cadres contenus dans les masses nucléaires autosomiques, l'existence d'un « crossing-over » chez *Dilta littoralis*. Il se placerait entre le diplotène et le stade postsyndétique, c'est-à-dire après la conjugaison (le pachytène) et le début de la période de quiescence, plus exactement, au moment de l'union des chromomères distaux (pl. II, fig. 30) que nous avons schématisée en II.

Mais les considérations théoriques que nous venons d'exposer ne suffisent pas à elles seules. Notre hypothèse ne sera acceptable que lorsque nous aurons montré que chez les insectes où le « crossing-over » a été observé d'une manière indubitable, ce phénomène apparaît, au cours de la préméiose, au même moment où nous l'avons admis chez *Dilta*.

Chez la Drosophile, le « crossing-over » est l'apanage du sexe femelle. Naville (1932), puis Guyénot et Naville (1933) ont montré qu'il était corrélatif d'une dissymétrie préméio-

tique. Tandis que l'auxocyte femelle de la Drosophile évolue en passant par tous les stades typiques, l'auxocyte mâle en saute certains. Les auteurs pensent que le « crossing-over » doit se passer très tôt dans la vie de l'ovocyte, avant la période de grande croissance. (Nous avons déjà indiqué que Favrelle assimilait le stade postsyndétique du spermatocyte I à la période de grande croissance de l'élément femelle.)

Chez *Bombyx mori,* Tanakra (1927) (cité par Naville, 1937) montre que le « crossing-over », contrairement à ce qui se passe chez la Drosophile, n'apparaît que dans le sexe mâle. Mettant à profit cette particularité, Naville (1937) étudie les préméioses mâle et femelle de ce Lépidoptère. Il découvre l'existence, en faveur du sexe mâle, d'une dissymétrie qui porte sur la période suivant immédiatement le pachytène et qui correspond à la « second contraction » de Wilson, absente chez la femelle. A ce moment, chez le mâle, les anses pachytènes se rassemblent au centre du noyau, elles forment un peloton serré, que nous n'avons pas trouvé chez *Dilta* où la première contraction se place avant le pachytène (pl. II, fig. 15, 16 et 17). Puis, chez *Bombyx,* les filaments chromosomiens s'allongent considérablement et se décolorent progressivement (comme chez *Dilta* au moment de la conjugaison des chromomères distaux, pl. II, fig. 30) ; le peloton, toujours très serré, occupe le volume entier du noyau pendant que les filaments se chargent à nouveau de substance sidérophile. C'est pendant cette période que se produisent les échanges entre les chromosomes. Chez *Bombyx,* le « crossing-over » est concomitant d'un allongement du chromosome se produisant après le pachytène; c'est bien cette place que nous lui assignons chez *Dilta* et dans les mêmes circonstances.

Y a-t-il dissymétrie préméiotique chez *Dilta* ? Nous ne l'affirmerons pas. Mais nous savons que le noyau du spermatocyte I prend toutes les figures typiques de la prophase de maturation et, bien que n'ayant pas fait l'étude suivie de l'ovogénèse, nous avons l'impression que le gamète femelle subit une évolution très rapide avant la période de grand accroissement.

F. — Remarques a propos d'un travail de Yocom sur la conjugaison des chromosomes

Notre étude sur l'évolution du chromosome pendant la préméiose du cyte I de *Dilta* montre que la conjugaison des chromosomes est une conjugaison côte à côte ou parasyndèse. Les phénomènes de conjugaison, complétés par une union des chromomères distaux, cessent dès l'ouverture du stade postsyndétique qui indique un arrêt dans l'évolution du chromosome. Celui-ci est réduit — au moins pour les autosomes — à une masse contenant deux cadres, chaque cadre donnant une dyade à la fin du stade postsyndétique par agglomération des chromomères. Notre théorie de la formation des cadres suppose d'ailleurs que les phénomènes de conjugaison sont terminés au début du stade postsyndétique, pendant lequel les chromomères sont définitivement répartis en deux lots, qui n'auront plus qu'à se séparer à la métaphase de la première division.

Telle n'est pas l'opinion de Yocom (1922-1923), pour *Leptocoris trivittatus*. Au commencement de la prophase du spermatocyte I de cet Hémiptère, l'auteur ne constate ni fissuration, ni appariage des filaments leptotènes, à aucun moment il ne voit de filaments doubles; il en conclut que la conjugaison doit s'effectuer plus tard. Il trouve un stade de contraction, au centre du noyau (comme chez *Dilta*), mais pas de centrotaxie, pas de stade en bouquet.

Puis apparaît le *diffuse-stage* de Wilson, notre stade postsyndétique, caractérisé, comme chez *Dilta*, par la présence de masses nucléaires anastomosées : des agrégats de chromatine, dit l'auteur. Pendant la première partie de ce stade, Yocom ne note, au sein de ces masses, rien de particulier. Mais, à la fin, il assiste à ce qu'il nomme une condensation. Pour lui — le texte et les figures 19, 20 et 21 l'indiquent — toute la masse se condense en corps, constitués pour la plupart de deux couples de bâtonnets incurvés, plus ou moins allongés, unis bout à bout par des fibres bien colorées. Nous disons que ce sont là des tétrades typiques; leur forme et le moment de leur apparition le prouvent. Mais, pour Yocom, qui n'a pas aperçu de synapsis dans les premières étapes de la préméiose, ces figures représentent la conjugaison des

chromosomes en télosynapsis ou télosyndèse. Donc, pour cet auteur, le stade diffus serait une préparation à la conjugaison des chromosomes. Cette opinion est en contradiction formelle avec ce que nous avons dit.

La lecture du travail de Yocom suggère les remarques suivantes :

1° Les cytologistes savent actuellement que le *diffuse-stage* de Wilson est un stade qui se place après le synapsis. Nous-même l'avons montré chez *Dilta*.

2° Yocom n'a pas analysé les masses nucléaires; s'il l'avait fait, il aurait sans doute vu qu'elles ne sont autre chose que la persistance de la diploténie, diploténie qu'il a vainement cherchée;

3° Chez *Leptocoris*, la syndèse se produirait bien après la contraction, fait inouï dans l'histoire de la spermatogénèse; les travaux de Wenrich, Montgomery, Wilson, pour ne citer que les principaux, établissent l'existence d'une parasyndèse (et non d'une télosyndèse) chez les Hémiptères;

4° Enfin, il faut être très prudent avant d'affirmer une absence, dans l'histoire de la spermatogénèse plus que partout ailleurs; des stades peuvent très bien exister qui ont échappé à la fixation.

Le travail de Yocom n'est donc pas suffisant pour nous faire abandonner et notre interprétation du stade postsyndétique et celle des cadres de chromomères.

G. — Formation de l'acrosome

Nous apportons peu d'éléments à ce problème au sujet duquel, à l'heure actuelle, les cytologistes se séparent en deux camps.

Les uns, à la suite de Gatenby (1917) et de Bowen (1920), pensent pouvoir faire intervenir dans la sécrétion de l'acrosome des éléments particuliers, les dictyosomes, qui seraient en tous points semblables à l'appareil de Golgi des cellules somatiques. Dans la jeune spermatide les dictyosomes, constituant l'appareil de Golgi, se rassemblent en une cupule (la zone de Golgi) qui sécrète l'acrosome. Ni le chondriome, ni le vacuome n'interviennent, à aucun moment, dans cette opération.

Les autres, Parat (1928, 1933), ses collaborateurs et ses

disciples, donnent à l'acrosome une origine mixte. Pour eux, l'acrosome est un dérivé du vacuome, il résulte de la fusion d'un certain nombre d'éléments vacuolaires au contact desquels viennent « soit au début, soit à l'acmé des processus d'élaboration de l'acrosome un certain nombre de chondriosomes spéciaux ou lépidosomes (les dictyosomes des auteurs) » (Parat, 1933). Les lépidosomes de Parat seraient du chondriome modifié, riche en lipoïdes. Associés à des vacuoles, à des lipoïdes diffus, ils constitueraient la zone de Golgi des auteurs. Ils se différencient du chondriome ordinaire, deviennent plus volumineux, plus résistants, s'enrichissent en lipoïdes, ce qui expliquerait la propriété réductrice qu'ils manifestent vis-à-vis des sels d'argent, de l'acide osmique. Ils seraient, selon l'expression de Parat, faits de chondriome hypertrophié. D'abord épars dans le cytoplasme, ils se réunissent faisant « bande à part », dans une zone déterminée (la zone de Golgi).

La participation du vacuome dans la formation de l'acrosome avait déjà été admise par Voinov (1923) dans la spermatogénèse de *Gryllotalpa vulgaris* où, d'après lui, la partie antérieure du spermatozoïde se différencie aux dépens de deux formations distinctes : l'appareil de Golgi, corpuscule discoïde appliqué à la surface du noyau, et un groupe de sphérules vacuolaires, constituant ce que Voinov appelle l'appareil sphérulaire, appareil qui se transforme en un cône fixé au noyau par sa base. L'auteur considère l'appareil sphérulaire comme un « élément nouveau non encore décrit ». Mais Gilson, en 1885, n'avait-il pas signalé, au cours de la spermiogénèse, chez *Decticus verrucivorus,* une vacuole de grande taille située à la partie supérieure du noyau ?

Nous n'avons pas fait d'imprégnations métalliques; aussi ce que nous allons dire n'aura qu'une valeur relative. Notre dessein n'est d'ailleurs pas de prendre position en faveur d'un camp plutôt que de l'autre. En consultant la bibliographie sur la question de l'origine de l'acrosome, nous avons pu nous rendre compte que l'accord n'était pas près d'intervenir.

Les faits que nous avons relevés dans la spermatide de *Dilta* sont les suivants :

Nous avons vu un appareil sphérulaire (Voinov) sur la partie apicale du noyau, une vacuole supranucléaire, visible sur le vivant, qui s'emplissait d'une substance légèrement sidérophile quand une partie du chondriome venait à son

contact, et que nous pouvions nommer acrosome à partir de ce moment.

Quelle est l'origine de la vacuole supranucléaire ? Gilson (1885), chez *Decticus verrucivorus,* n'a pu déterminer si elle provenait du suc nucléaire ou si elle résultait de l'union de plusieurs vacuoles cytoplasmiques. Voinov (1923) fait dériver l'appareil sphérulaire de quatre petites vacuoles contenues dans le cyte I; chacune passerait dans une spermatide. Selon nous, chez *Dilta,* la vésicule supranucléaire dérive du noyau. Sur coupes et sur frottis, nous voyons que, dans la jeune spermatide, les chromosomes s'assemblent au centre du noyau, laissant entre eux et la membrane nucléaire un espace clair (pl. V, fig. 63, 64, 69; pl. VII, fig. 82, 84), puis le suc nucléaire fait au sommet du noyau une hernie (pl. VIII, fig. 89, 90) qui se colore dans les conditions que nous avons indiquées.

Le comportement des organites qui viennent en contact de la vacuole répond bien au type morphologique établi par Parat dans sa remarquable thèse (1928); ils se séparent de la masse mitochondriale, font « bande à part », montent le long du noyau, se placent sur la vacuole supranucléaire qui, à partir de ce moment, représente un véritable acrosome.

Si nous nous en tenons à ces faits, nous pencherons vers l'hypothèse de Parat, mais comme nous ne savons nullement si autre chose n'intervient pas dans l'élaboration de l'acrosome, nous resterons sur une prudente réserve; d'autant que, comme on l'aura remarqué, nous avons donné au mot vacuole un sens purement morphologique.

H. — L'hétérochromosome

L'hétérochromosome est unique, du type XO, ce qui est le cas général pour les Orthoptères.

Hétéropycnose. — L'hétérochromosome, chez *Dilta,* n'accuse de différence d'affinité pour les colorants, comparativement aux autosomes, que pendant le stade postsyndétique. Pendant les autres stades, il est coloré avec une intensité égale à celle des autosomes.

L'hétéropycnose est particulièrement nette et frappante sur les préparations traitées par la méthode de Feulgen (pl. III, fig. 39); les masses autosomiques sont pâles tandis que l'hétérochromosome est coloré en violet vif. Ce fait avait été décrit

par Vardé (1929), dans le spermatocyte I de *Calliptamus italicus* et par Steopoe (1929), pendant le stade postsyndétique, chez *Naucoris cimicoïdes*.

Pendant les divisions, l'hétérochromosome est coloré avec la même intensité que les autosomes, il a la même forme que ces derniers, aussi est-il impossible de le distinguer particulièrement.

Chez les Phasmes, Favrelle (1934) montre que l'affinité de l'hétérochromosome pour l'hématoxyline varie « le plus souvent en sens inverse de celle des autosomes » (p. 80).

La durée relativement courte de l'hétéropycnose du chromosome accessoire chez *Dilta* caractérise la spermatogénèse de ce Thysanoure.

Hétérosyndèse. — Nous avons montré que, dans le jeune spermatocyte I, selon toute vraisemblance, au moment où les autosomes prennent la figure du leptotène, l'hétérochromosome entre en syndèse précoce (pl. I, fig. 9). Par la suite, la diploténie partielle atteint aussi bien l'hétérochromosome que les autosomes.

Pendant la centrotaxie, chez *Dilta*, l'hétérochromosome apparaît sous la forme d'une masse occupant approximativement le centre de l'orientation des filaments. Chez les Phasmes, au même stade, Favrelle (1934) constate que l'hétérochromosome s'allonge et subit l'action de la polarisation. Chez *Nepa cinerea* et *Naucoris cimicoïdes* (Steopoe, 1932), les choses vont plus loin et l'hétérochromosome, pendant le même stade, devient filamenteux et ne se distingue plus des autosomes.

Hétérocinèse. — Pendant la première division de maturation, au moment de la montée aux pôles, l'hétérochromosome est en avance sur les autosomes. Il se divise à la deuxième division pendant laquelle il suit les autosomes.

Le chromosome qui présente tous ces faits est bien l'hétérochromosome.

XII. — RÉSUMÉ

De l'étude de la spermatogénèse chez *Dilta littoralis*, nous retiendrons les points suivants :

1° La préméiose mâle de *Dilta littoralis* comporte, à l'exception de la « second contraction » de Wilson que nous n'avons

pas vue mais qui existe peut-être, tous les stades typiques : leptotène, zygotène, pachytène avec centrotaxie, diplotène suivi par un strepsitène, long stade postsyndétique, diacinèse.

Entre les deux divisions de maturation se place une période intercinétique, de courte durée mais nette.

2° Nous avons noté la présence d'une parasyndèse que Charlton avait soupçonnée chez *Thermobia domestica,* mais qu'il n'avait pu mettre en évidence.

3° Le stade de la diacinèse est d'une durée très courte et nous pensons que c'est en raison de sa brièveté que Charlton ne l'a pas saisi chez *Thermobia.*

4° Nous avons admis une zygoténie précoce du *geminus* hétérochromosomique.

5° Nous avons appelé simplement stade postsyndétique la période que les auteurs avaient dénommée interphase postsyndétique ou repos postsyndétique. Ce stade, très long chez *Dilta,* a été l'objet de notre attention. Nous avons démontré, dans les masses autosomiques, la persistance des *gemini* diploténiques dont les chromomères se disposent sur deux cadres couplés. La structure de certains cadres nous a fait admettre la possibilité d'un « crossing-over » apparaissant, chez *Dilta,* au même moment et dans les mêmes circonstances que chez les rares insectes où ce phénomène a été étudié. Le stade postsyndétique, qui correspond à la période de grand accroissement du spermatocyte I (comparable à celle de l'ovocyte), consiste en un arrêt dans l'évolution des chromosomes. L'hétérochromosome montre cependant une certaine activité vers la fin du stade.

Etant donné le comportement du nucléole, nous ne pouvons parler de véritable repos du noyau, celui-ci est en état de semi-quiescence. En effet, le nucléole peut se mettre en rapport avec les masses autosomiques, s'unir largement à l'hétérochromosome et très probablement bourgeonner en micronucléoles.

6° L'hétérochromosome, impair, du type XO, entre bien plus tôt en anachromase, au début du stade postsyndétique, que les autosomes. Au cours de la première division, il passe en entier dans le noyau d'un cyte II et il est en avance sur les autosomes. Il se divise pendant la deuxième division de maturation.

7° Le caractère le plus inattendu, qui à notre connaissance n'existe pas ailleurs que chez *Dilta,* même pas chez *Thermobia,*

réside dans le fait que les chromosomes ne se désintègrent pas à la télophase de la deuxième division de maturation.

8° Au cours de la spermiogénèse, les faits suivants sont à noter :

a) L'acrosome, dont nous ne trouvons plus trace dans la spermatide âgée, apparaît, sur nos préparations, élaboré par deux éléments : une partie du chondriome *(s. l.)* et une vésicule supranucléaire, en place de bonne heure. Elle est formée sans doute de suc nucléaire, qui au contact du chondriome se transforme en une substance chromophile. Elle devient ainsi, sans autre changement, l'acrosome.

b) Le centrosome proximal, flagellifère, demeure en place. Il donne naissance à un petit centrosome qui monte à la partie supérieure du noyau, dans la vésicule supranucléaire. Nous retrouvons la structure dicentrique de la spermatide. Le centrosome antérieur s'accole au noyau et se transforme en un cil présent sur le spermatozoïde mûr.

c) La spermatide possède un corps parabasal (A. et M. Lwoff), très développé, qui entoure complètement le centrosome postérieur.

d) Le chondriome est totalement éliminé pendant la spermiogénèse. Comme conséquence, la spermatide est dépourvue de pièce intermédiaire.

e) La spermatide évoluée présente une spiralisation transitoire qui n'est pas due à la torsion d'un axostyle.

f) Le spermatozoïde, de grande taille (1/3 de millimètre environ) est filiforme.

9° Rappelons enfin que nous n'avons pas trouvé les cellules de Sertoli que Charlton dit avoir observées dans les testicules de *Thermobia*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au terme de cette étude, nous acquérons la certitude que les Thysanoures sont susceptibles de nous apprendre beaucoup à propos de tout ce qui touche à l'anatomie et à la physiologie des Insectes.

L'anatomie de la tête de *Dilta littoralis* nous a mis en présence d'un ensemble de faits qui placent cet insecte entre les Collemboles et les Ptérygotes. Ces faits nous permettent de concevoir, à la suite de Denis, une constitution de la tête des Insectes différente de celle que les morphologistes adoptent encore à l'heure actuelle, sans aucune hésitation, malgré les travaux de cet auteur.

Nos recherches ont montré que, dans le thorax de *Dilta,* le segment prothoracique évolue vers le type de structure du segment alifère des Ptérygotes. On peut donner à ce fait l'interprétation qu'on voudra, il n'en reste pas moins qu'il assigne à *Dilta* une place à part parmi les Insectes.

Ceci nous prouverait, s'il en était besoin, qu'il y a encore des coins en friches dans le domaine de la morphologie des Insectes.

Les quelques observations histophysiologiques que nous avons faites sur les cellules intestinales sont suffisantes pour nous faire croire, même après les recherches de Tchang Yung Taï, que la vieille hypothèse de Van Gehuchten sur le mécanisme de l'excrétion exocellulaire est encore debout.

Enfin, notre étude de la spermatogénèse de *Dilta* comble une lacune, aucun travail n'avait fait connaître le développement des éléments mâles des *Machilidae.*

BIBLIOGRAPHIE

Anderson (W.-H.). — A comparative study of the labium of coleopterous larvae. *Smiths. Misc. Coll.*, 1936, vol. 95, n° 13.

Anthony (R.) et Champy (C.). — La forme reptilienne du spermatozoïde du Pangolin et sa signification. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, t. 172.

Argilas (A.). — Note sur *Dilta littoralis* Wom., Thysanoure *Machilidae* capturé en Gironde. *P.-V. Soc. Linnéenne de Bordeaux*, juin 1939.

Argyroudis (D.). — Sur la structure du chromosome somatique chez *Vicia faba*. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, t. CII.

Aubertot (M.). — Recherches sur les péritrophiques des Insectes, en particulier des Diptères. *Thèse Doct. Sc.*, Nancy, 1934.

Baldus (K.). — Untersuchungen über Bau und Fonktion des Gehirnes d. Larve u. Imago von Libellen. *Zeit. Wiss. Zool.*, 1924, Bd. 122.

Bär (H.). — Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren. *Jenaische Zeits. f. Naturwissenschaft.*, 1912, t. 48.

Bataillon (Ch.). — Spermies couplées et hétérochromosome dans la lignée typique d'une Turritelle. *C. R. Soc. Biol.*, 1921, t. 84.

Becker (E.). — Einige Bemerkungen zur Anatomie der *Machilis maritima* Latr. *Zool. Anz.*, 1898, Bd. 21.

Becker (E.). — Zum Bau und zur Genese des coxotranteralen Teiles des Ateloceratenbeins. *Zool. Anz.*, 1923, Bd. 57.

Becker (E.). — Zur morphologischen Bedeutung der Pleuren bei Ateloceraten. *Zool. Anz.*, 1924, Bd. 60.

Berlese (A.). — *(a)* Gli Insetti. Milan, 1909.

Berlèse (A.). — *(b)* Monografia dei Myrientomata. *Redia*, 1909, vol. VI, fasc. 1.

Börner (C.). — Zur Systematik der Hexapoden. *Zool. Anz.*, 1904, Bd. 27.

Börner (C.). — Die Gliedmassen des Arthropoden. *In* Lang : Handb. d. Morphologie, 1914.

Börner (C.). — Die Gliedmassen der Arthropoden. *In* Lang : Handbuch Morph. der wirbellosen Tiere, 1921, vol. 4.

Börner (C.). — Apterygota, Urinsekten. *In* Brohmer : Fauna von Deutschland, 1925.

Bottger (O.). — Das Gehirn eines niederer Insektes *(Lepisma saccharina). Zen. Zeit.*, 1910, Bd. 46.

Bowen (R.-H.). — Studies of Insect spermatogenesis. Part I : The history of cytoplasmic components of the sperm in Hemiptera. *Biol. Bull.*, 1920, vol. 39.

Bowen (R.-H.). — Studies of Insect spermatogenesis. Part II. *Journ. Morph.*, 1922, vol. 37.

Bowen (R.-H.). — Studies of Insect spermatogenesis. Part VI. *Journ. Morph.*, 1924, vol. 39.

Bruntz (L.). — Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. *Arch. Zool. Exp.*, 1908, t. VIII.

Bruntz (L.). — Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures. *Arch. Zool. Exp.*, 1908, t. IX.

Du Buisson. — Observations sur la ventilation trachéenne des Insectes (3e note). *Bull., Class. Sc., Acad. Roy. Belgique*, 1926, 5e série, n° 1-2.

Carpenter (G.-H.). — On the relationships between the classes of the Arthropoda. *Proc. R. Irish Acad.*, 1903, vol. 24.

Carpenter (G.-H.). — The irish species of *Petrobius. Irish. Nat.*, 1913.

Carpenter (G.-H.). — The Apterygota of the Seychelles. *Proc. R. Irish Acad.*, 1916, vol. 33 B.

Carpentier (F.). — Ptérothorax et prothorax; étude des segments thoraciques d'un Orthoptère : *Tachycines asynamorus. Ann. Soc. Ent. Belge*, 1921.

Carpentier (F.). — Musculature et squelette chitineux. Recherches sur le comportement de la musculature des flancs dans les segments cryptopleuriens du thorax chez les Orthoptères. *Mém. Acad. Roy. de Belgique, Class. Sc.*, 1923, t. 7, fasc. 3.

Carpentier (F.). — Sur le double stigmate de quelques Orthoptères. *Bull. Soc. Ent. de Belgique*, 1924, t. 6, nos 11 et 12.

Carpentier (F.). — Sur le double stigmate de quelques Orthoptères (2e note). *Bull. et Ann. Soc. Ent. de Belgique*, 1925, t. 65, n° 7.

Carpentier (F.). — Sur les propleures des Coléoptères. *Ann. Soc. Sc. de Bruxelles*, 2e partie, Mémoires, 1929, t. 49.

Carpentier (F.). — Le thorax et ses appendices chez les vrais et les faux Gryllotalpides. *Mém. Musée Roy. d'Hist. Nat. de Belgique*, 2e série, 1936, fasc. 4.

Champy (Ch.). — Sur la torsion des spermatozoïdes chez divers Vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, 1913, t. 74.

Champy (Ch.), Laveran (J.-P.) et Marquez (J.). — Les potentialités évolutives des cellules sexuelles des Oiseaux et la production de séminome par régénération. *Arch. Zool. Exp.*, 1939, t. 80.

Charlton (H.-H.). — The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. *Journ. Morph.*, 1921, vol. 35.

Crampton (G.-C.). — The ground plan of a typical thoracic segment in winged Insects. *Zool. Anz.*, 1914, Bd. 44.

Crampton (G.-C.). — A comparison of the neck and prothoracic sclerites throughout the orders of Insects from the standpoint of phylogeny. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 1926, n° 52.

Crampton (G.-C.). — The evolution of Insects, Chilopods, Diplopods, Crustacea and others Arthropods indicated by a study of the head capsule. *Canad. Ent.*, 1928, vol. 60.

Crampton (G.-C.) et Hasey (W.-H.). — The basal sclerites of the leg in Insects. *Zool. Jahrb., Anat.*, 1915, vol. 39.

Dangeard (P.). — *(a)* Sur le bourgeonnement des nucléoles observé chez le *Lathraea clandestina* et chez quelques plantes à chromocentres. *C. R. Acad. Sc.*, 1934, t. 198.

Dangeard (P.). — *(b)* Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, t. 117.

Dangeard (P.). — Recherches sur la structure du noyau chez quelques Angiospermes. *Le Botaniste*, 1937, série 28.

Darlington (C.-D.). — The time, place and action of crossing-over. *Journ. of Genetics*, 1935, t. 31.

Davies (W.-M.). — On the tracheal system of Collembola, with special reference to that *Sminthurus viridis* Lubb. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1927, vol. 71.

Dawydoff (C.-N.). — Traité d'embryologie des Invertébrés. Paris, 1928.

Debaisieux (P.). — Les organes scolopodiaux des pattes d'Insectes. *La Cellule*, 1938, t. 47.

Denis (J.-R.). — Sur la faune française des Aptérygotes (IV^e^ note). *Arch. Zool. Exp.*, 1924, t. 62, fasc. 3.

Denis (J.-R.). — Etude de l'anatomie de la tête de quelques Collemboles suivie de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes. *Thèse Sc.*, Paris, 1928.

Denis (J.-R.). — A propos du travail de M^lle^ Vassal sur l'hypopharynx des larves d'Ephémères. Quelques mots sur la question de l'hypopharynx. *Bull. Scientif. de Bourgogne*, 1938, t. 8.

Depdolla (Ph.), *in* Schröder (C.). — Handbuch der Entomologie. Iena, 1927, Bd. 1.

Doutreligne (J.). — Les divers « types » de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*, 1939, t. 48.

Escherich (K.). — Das System der Lepismaten. *Zoologica*, 1905, Heft 43.

Evans (A.-M.). — On the structure and occurence of the Maxillulae in the orders of Insects. *Journ. Linn. Soc. London*, 1921.

Ewing (H.-E.). — The legs and leg-bearing segments of some primitive Arthropod groups with notes on leg-segmentation in the Arachnida. *Smiths. Misc. Coll.*, 1928, n° 80.

Favrelle (M.). — Recherches sur la spermatogénèse des Phasmes. Mâles d'origine bisexuée. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, 1934, suppl. 17.

Frenzel (J.). — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. *Archiv. f. Mikr. Anat.*, 1886, Bd. 26.

Frenzel (J.). — Der Mechanismus der Secretion. *Centralbl. Phys.*, 1891.

Gatenby (J.-B.). — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part I, Lepidoptera. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1917, vol. 62.

Gatenby (J.-B.) et Mukerji (R.-N.). — The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1929, vol. 73.

Gilson (G.). — Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, 1885, t. 1.

Grassé (P.-P.). — Les constituants cytoplasmiques des éléments mâles du Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans* Laur.). *C. R. Soc. Biol.*, 1929, t. 101.

Grassé (P.-P.) et Tuzet (O.). — Sur le bâtonnet chromatique de la tête des spermatozoïdes. *C. R. Acad. Sc.*, 1927, t. 185.

Grassi (B.). — Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes. Anatomie comparée des Thysanoures. *Arch. italiennes de Biologie*, 1889, t. 11.

Grassi (B.) et Sandias (A.). — The constitution and development of the Society of Termites. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1898, vol. 40, new serie (traduction Blanfort).

Guyénot (E.) et Naville (A.). — Les premières phases de l'ovogénèse de *Drosophila melanogaster*. *La Cellule*, 1933, t. 39.

Handschin (E.). — Urinsekten oder Apterygota. *In* Dahl : Die Tierwelt Deutschlands, 1929, 16 Teil.

Hansen (H.-J.). — Zur Morphologie der Gliedmassen und Muntteile bei Crustaceen und Insekten. *Zool. Anz.*, 1893, Bd. 16.

Hesse (R.). — Untersuchungen über die Organ der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII, Von der Arthropoden-Augen. *Zeits. Wiss. Zool.*, 1901, Bd. 70.

Heymons (R.). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. *Nova Acta. Abh. Kaiserl. Leop.-Carol. Deuts. Akad. Naturf.*, 1899, Bd. 74.

Hilton (W.-A.). — The nervous system of Thysanura. *Ann. Ent. Soc. Amer. Colombus*, 1917.

Hollande (A.-C.). — La rénovation de l'épithélium de l'intestin moyen du Criquet égyptien *Orthacanthacris (Acridium) Ægyptia* L. *C. R. Acad. Sc.*, 1927, t. 184.

Holmgren (N.). — Vergleichendes über den Kopfbau der Crustaceen und Hexapoden. *Arkiv för Zoologi*, 1920, Bd. 13.

Holste (G.). — Das Gehirn von *Dityscus marginalis*. *Zeits. Wiss. Zool.*, 1923, Bd. 120.

Hosselet (C.). — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicides et Phryganides). *Arch. Zool. Exp.*, 1931, t. 72.

Hufnagel (Mme A.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). *Arch. Zool. Exp.*, 1918, t. 57.

Jourdain (S.). — Sur le *Machilis maritima* Latreille. *C. R. Acad. Sc.*, 1888, t. 106.

Kawaguchi (E.). — Die Heteropycnose der Geschlechschromosomen bei Lepidopteren. *Cytologia*, 1933, Bd. 4.

Kowalski (J.). — Les phénomènes de cata- et d'anachromase des cinèses spermatogoniales des deux Orthoptères : *Stenobothrus vagans* Fieb. et *Acrotylus insubricus* Scop. *La Cellule*, 1925, t. 36.

Kostoff (D.). — A contribution to the chromosome structure and behaviour. *La Cellule*, 1938, t. 47.

Kostoff (D.). — Further studies upon the chromosome structure and behaviour. *La Cellule*, 1939, t. 48.

Lecaillon (A.). — Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des Insectes. 3, *Machilis maritima* Latr. *Bull. Soc. Ent. de France*, 1900.

Léger (L.) et Duboscq (O.). — Notes biologiques sur les Gryllons. Cristalloïdes intranucléaires. *Arch. Zool. Exp., N. et R.*, 1889, XIII, t. 7.

Lison (L.). — Histochimie animale. Paris, 1936.

Litardière (R. de). — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. *La Cellule*, 1921, t. 31.

Lubbock (J.). — Monograph of the Collembola and Thysanura. *Ray Society*, London, 1873.

Lwoff (A. et M.). — Recherches morphologiques sur *Leptomonas ctenocephali* Fanth. (Trypanosomide). Remarques sur l'appareil parabasal. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, 1931, t. 45.

Makino (S.). — Phylogenetic relation of Lepidoptera and Trichoptera. *Jap. Journ. of Genetics*, 1935, t. 11.

Moore (J.-E.-S.) et Robinson (L.-E.). — On the behaviour of the nucleolus in the spermatogenesis of *Periplaneta americana*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1905, vol. 48.

Nassonow (N.). — Sur la morphologie d'Insectes inférieurs : *Lepisma, Campodea* et *Podura*. *Trav. Lab. Musée Zool. de l'Université*, Moscou, 1887, t. 52 (en russe).

Naville (A.). — Les bases cytologiques de la théorie du crossing-over : étude sur la spermatogénèse et l'ovogénèse des *Calliphorinae*. *Zeits. f. Zellf. u. Mik. Anat.*, 1932, Bd. 16.

Naville (A.). — Les bases cytologiques du « crossing-over ». La dissymétrie préméiotique chez *Bombyx mori*. *La Cellule*, 1937, t. 46.

Oudemans (J.). — Bydrage tot de Kennis des Thysanura en Collembola. *Acad. Proefsschrift*, Amsterdam, 1887.

Painter (T.-S.). — Spermatogenesis in Spiders. *Zool. Jahrb.*, 1914, Bd. 58.

Parat (M.). — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc. *Arch. Anat. Micr.*, 1928, t. 24, fasc. II et III.

Parat (M.). — Nomenclature, génèse, structure et fonction de quelques éléments cytoplasmiques des cellules sexuelles mâles. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, t. 112.

Platner (G.). — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. *Arch. f. Mik. Anat.*, 1889, Bd. 33.

Poisson (R.). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. du Nord de la France et de la Belgique*, 1924, t. 58.

Poisson (R.). — L'épithélium de l'intestin postérieur de la Nèpe cendrée : les cristalloïdes protéiques du noyau et leur évolution. *Arch. Zool. Exp., N. et R.*, 2, 1939, t. 80.

Poyarkoff (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme). *Arch. Anat. Micr.*, 1910, t. 12.

Prell (H.). — Das Kitinskelett von Eosentomon. *Zoologica. Orig. Abhanl. Gesamt. der Zoologie*, 1913, Bd. 25.

Rengel (C.). — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, 1896, Bd. 62.

Riley (W.-A.). — The embryological development of the skeleton of the head of Blatta. *Amer. Nat.*, 1904, vol. 38.

Robertson (W.-R.-B.). — Chromosome studies. II, Synapsis in the *Tettigidae* with special reference to presynapsis split. *Journ. Morph.*, 1931, vol. 51.

Schitz (V.). — Sur la spermatogénèse chez *Murex trunculus* L., *Aporrhais pes-pelicani* L., *Fusus sp.* et *Nassa reticulata* L. *Arch. Zool. Exp.*, 1920, t. 59.

Seiler (J.). — Das Verhalten des geschlechschromosen bei Lepidopteren. *Arch. f. Zellf.*, 1914, Bd. 13.

Silvestri (F.). — Classis Diplopoda. *Portici*, 1903.

Silvestri (F.). — Catalogue des Machilides de la collection du Muséum. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 1907, t. 13.

Silvestri (F.). — Contribuzioni alla conoscenza dei *Grylloblattidae*. *Portici*, 1927, t. 20.

Silvestri (F.). — Sulle appendice del capo degli *Japygidae (Thysanura entotrophi)* e respesttivo confronto con quelle dei chilopodi, dei Diplopodi e dei Crostacei. V^e^ Congrès international d'Entomologie, Paris, juillet 1932. II, Travaux.

Sinety (R. de). — Recherches sur l'anatomie et la biologie des Phasmes. *La Cellule*, 1901, vol. 19.

Snodgrass (R.-E.). — Morphology and mechanism of the Insect thorax. *Smiths. Misc. Coll.*, 1927, vol. 80.

Snodgrass (R.-E.). — The thoracic mechanism of a Grasshoper and its antecedents. *Smiths. Misc. Coll.*, 1929, vol. 82.

Snodgrass (R.-E.). — Morphology and evolution of the Insect head and its appendages. *Smiths. Misc. Coll.*, 1928, vol. 81.

Snodgrass (R.-E.). — Principles of Insect morphology. New-York and London, 1935.

Stach (J.). — Apterygoten aus dem nördlichen and östlichen Spanien. *Abh. Senckenberg. Natur. Ges.*, 1930, Bd. 42.

Steopoe (I.). — La spermatogénèse chez *Naucoris cimicoïdes*. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, t. 52.

Steopoe (I.). — La spermatogénèse chez *Nepa cinerea*. *Ann. Soc. de l'Université de Jassy*, 1931, t. 16.

Steopoe (I.). — Etude sur le plasmosome et les chromosomes sexuels dans la spermatogénèse de *Nepa cinerea* et *Naucoris cimicoïdes* (application de la méthode nucléale Feulgen-Rossenbeck). *Arch. Zool. Exp.*, 1932, t. 72.

Tchang Yung Taï. — Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). *Bull. Biol. de France et de Belgique*, 1929, suppl. 12.

Tuzet (M^lle O.). — Recherches sur la spermatogénèse des Prosobranches. *Thèse Sc.*, Paris, 1930.

Tuxen (S.-L.). — Monographie der Proturen. I, Morphologie. *Zeit. f. Morph. u. Okol. der Tiere*, 1931, Bd. 22.

Van Gehuchten. — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. *La Cellule*, 1890, t. 6.

Van Gehuchten. — Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. *La Cellule*, 1893, t. 9.

Vardé (V.-P.). — L'hétérochromosome et le nucléole dans les spermatocytes du Criquet italien (*Calliptamus italicus* L.). *C. R. Soc. Biol.*, 1929, t. 52.

Vassal (M^lle M.-A.). — Recherches sur l'hypopharynx des Ephémères. *Bull. Sc. de Bourgogne*, 1938, t. 8.

Verhoeff (K.). — Zur vergleichende Morphologie der Coxal-organe und Genitalanhänge der Tracheaten. *Zool. Anz.*, 1902.

Verhoeff (K.). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten, mit Berüksichtigung der Chilopoden. *Nova Acta. Abh. Kaiserl. Leop.-Carol. Deuts. Akad. Naturf.*, 1903, t. 81.

Verhoeff (K.). — Ueber vergleichende Morphologie der Kopfes niederer Insekten. *Nova Acta*, 1905, Bd. 84.

Verne (J.). — La détection histochimique des nucléines. *Bull. Hist. Appl.*, 1927, t. 4.

Verson (E.). — Zur Entwicklung des Darmkanals bei *Bombyx mori*. *Zeits. Wiss. Zool.*, 1905, Bd. 82.

Viallanes (H.). — Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (5^e mémoire). *Bull. Ecole Hautes Etudes Sc. Nat.*, 1887, t. 34.

Vignon (P.). — Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion. *Arch. Zool. Exp., N. et R.*, 1899, t. 7, 3^e série.

Voinov (D.-N.). — Sur une nouvelle inclusion cytoplasmique prenant part à la formation du perforateur dans les éléments mâles de *Gryllotalpa vulgaris*. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, t. 88.

Voss (F.). — Uber den Thorax von *Gryllus domesticus*. *Zeit. Wiss. Zool.*, 1905, Bd. 78.

Voss (F.). — Uber den Thorax von *Gryllus domesticus*. Die nachembryonale Metamorphose in ersten Stadium. *Zeit. Wiss. Zool.*, 1912, Bd. 100.

Weber (H.). — Das Grundschema des Pterygotenthorax. *Zool. Anz.*, 1924, Bd. 60.

Wigglesworth (V.-B.). — The principles of Insect physiology. London, 1939.

Wiesman (R.). — Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabenschrecke *Carausius morosus* Br. III, Entwicklung und Organogenese der Cölomblasen. *Zool. Vergl. Anat. Inst. Univ. Zurich*, 1926.

Willem (V.). — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. Savants étrangers Ac. Roy. Sc. de Belgique*, 1900, t. 58.

Willem (V.). — Observations sur *Machilis maritima*. 1re note. *Bull. Biol. du Nord de la France et de Belgique*, 1924, t. 58.

Wilson (E.-B.). — Studies on chromosomes. I, The behaviour of the idiochromosomes in Hemiptera. *Journ. Exp. Zool.*, 1905, vol. 2.

Wilson (E.-B.). — The cell in development and heredity. New-York, 1925.

Wygodzinsky (P.-W.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipluren und Thysanuren der Schweiz. *Verhandl. d. Naturf. in Basel*, 1940, Bd. 51.

Wygodzinsky (P.-W.). — Contribution à l'étude du genre *Machilis* Latreille. *Revue Fr. d'Entomologie*, 1941, t. 8, fasc. 1.

Yocom (H.-B.). — The occurence of the telosynapsis in the male germ cells of an Hemipteran, *Leptocoris trivitattus* Say. *Journ. Morph.*, 1922-1923, vol. 37.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 1

CHAPITRE PREMIER

L'anatomie de la tête de « Dilta littoralis » Wom.

I. — LA CAPSULE CÉPHALIQUE DES INSECTES PTÉRYGOTES — EN PARTICULIER CELLE DES ORTHOPTÈRES — ET CELLE DE *Dilta littoralis* 11

II. — ENDOSQUELETTE DE LA TÊTE DE *Dilta littoralis* 15

III. — LE LABRE ET LES MUSCLES PRENANT NAISSANCE SUR LE LABRE ET LE CLYPÉUS 20

IV. — LA MANDIBULE ET SA MUSCULATURE 22

V. — L'X TENDINEUX ET LE TENTORIUM TENDINEUX D'HOLMGREN 27

VI. — VALEUR MORPHOLOGIQUE DE LA MANDIBULE DES *Machilidae* 28

VII. — LA MUSCULATURE DE LA MAXILLE 30

VIII. — LE LABIUM ET SA MUSCULATURE 35

IX. — LA MUSCULATURE DE L'ANTENNE 37

X. — LE MUSCLE TENTORIO-OCULAIRE ET LE MUSCLE SUSPENSEUR DU TENTORIUM ANTÉRIEUR 38

XI. — LE SYSTÈME NERVEUX CÉPHALIQUE 39

XII. — LE SYSTÈME DES GANGLIONS FRONTAL, ÉPIPHARYNGIENS ET LABRAL 42

XIII. — DISCUSSIONS 45

A. — *Le muscle tentorio-oculaire* 45

B. — *Le système nerveux acronal, sa structure.* 47

C. — *Rappel de quelques données relatives au système nerveux céphalique des Ptérygotes* 49

D. — *Les systèmes nerveux céphaliques d'*Anurida maritima *et d'*Onychiurus fimetarius *d'après R. Denis* 50

Pages

E. — *Différences essentielles séparant le système nerveux céphalique des Collemboles de celui des Ptérygotes* 53
a) La « commissure tritocérébrale » de *Dilta* 56
b) La constitution de l'anneau oral.. 58
c) Le nerf moteur antennaire et le nerf tégumentaire tergal 61
d) Le nerf tégumentaire frontal 64
e) Le *nervus connectivus* 64
F. — *L'hypopharynx* 65
G. — *Les muscles chiasmatiques* 69
H. — *Le tentorium* 70
XIV. — Résumé 72

CHAPITRE II

Le thorax et sa musculature chez « Dilta littoralis »

I. — Nomenclature des muscles thoraciques 75
II. — La musculature des flancs du mésothorax 76
III. — La musculature des flancs du prothorax 81
IV. — La pleure des Insectes 87
A. — *Le pleuron des Protoures* 87
B. — *Le pleuron des* Japigydae 88
C. — *Le pleuron des* Lepismidae 88
D. — *Le pleuron des* Machilidae 90
E. — *Le pleuron des Collemboles* 90
F. — *Le pleuron des Ptérygotes* 91
V. — Que représentent les sclérites pleuraux des Insectes ? 92
VI. — Les pleures chez *Dilta littoralis* et leurs homologies 95
A. — *L'innervation du muscle* CPL. *prothoracique et les nerfs intercalaires* 95
B. — *Comparaison de la pleure prothoracique de* Dilta *avec le type des Ptérygotes* ... 96
VII. — Le problème du vol chez les Thysanoures 98
VIII. — Le mécanisme du vol chez les Orthoptères 99
IX. — La musculature des flancs du pro- et du métathorax de *D. littoralis*, la théorie de Snodgrass et les muscles alaires 101
X. — Les Orthoptères aptères et la cryptopleurie 103
XI. — Les muscles trochantériens chez les Insectes ... 104
XII. — Le premier stigmate thoracique de *Dilta littoralis*. 106
XIII. — Résumé 108

CHAPITRE III

Le tube digestif de « Dilta littoralis ». Quelques faits concernant le fonctionnement des cellules de l'épithélium intestinal

Pages

I. — Alimentation 111
II. — Anatomie du tube digestif 111
III. — Mécanisme de l'excrétion exocellulaire dans l'épithélium de la partie antérieure de l'intestin moyen et dans celui des cœcums gastriques 113
A. — *Technique* 113
B. — *Théories du mécanisme de l'excrétion* ... 114
C. — *La structure du noyau de la cellule intestinale de* Dilta littoralis 115
D. — *Le cycle sécrétoire des cellules de l'épithélium des cœcums gastriques* 117
a) Fonctionnement des cellules pendant l'intermue 118
b) Fonctionnement des cellules à l'approche de la mue cuticulaire. 124
E. — *Le cycle sécrétoire des cellules de la partie antérieure de l'intestin moyen* 126
F. — *Excrétion exocellulaire et dégénérescence cellulaire* 131
IV. — Le rôle probable des muscles circulaires dans l'expulsion des cellules dégénérées 131
V. — Le fonctionnement des nids de cellules de remplacement 133
VI. — Passage entre mésentéron et proctodeum 139
VII. — L'intestin postérieur 142
VIII. — La cytologie de l'épithélium de l'ampoule rectale. 142
IX. — Résumé 147

CHAPITRE IV

La spermatogénèse

I. — Technique 149
II. — Définition de quelques termes 150
III. — Anatomie de l'appareil génital male et structure du testicule 152
IV. — Les spermatogonies secondaires 154
V. — Préméiose ou période d'accroissement des spermatocytes de premier ordre 157
A. — *Stades préleptotènes et leptotène* 157
B. — *Stades prézygotènes et zygotène* 158

Pages

C. — *Stade pachytène* 160
D. — *Stade diplotène* 162
E. — *Stade strepsitène* 163
F. — *Stade postsyndétique (repos postsyndétique)* 164
VI. — Les divisions de maturation 168
A. — *Diacinèse* 168
B. — *Première division* 170
C. — *Noyaux intercinétiques* 170
D. — *Seconde division* 171
VII. — La spermiogénèse 171
A. — *La spermiogénèse étudiée sur coupes* 171
B. — *La spermiogénèse étudiée sur frottis fixés au Nawaschin et colorés à l'hématoxyline* 174
C. — *La spermiogénèse étudiée sur frottis fixés au Tupa et colorés à l'hématoxyline (évolution du chondriome)* 181
D. — *Examens à l'état vivant* 184
VIII. — Comportement du nucléole pendant le stade postsyndétique 186
IX. — Comportement de l'hétérochromosome pendant le stade postsyndétique 190
X. — Comparaison de la spermatogénèse de *Dilta littoralis* avec celle de *Thermobia domestica* 191
XI. — Discussions 196
A. — *Le stade postsyndétique* 196
B. — *Le corps parabasal* 198
C. — *Structure dicentrique et spiralisation de la spermatide* 199
D. — *Spermies couplées et tétraspermies* 200
E. — *Les mouvements effectués, du diplotène au début du stade postsyndétique, par le* geminus *autosomique. La formation des cadres couplés postsyndétiques. Le « crossing-over » existerait-il dans la préméiose mâle de* Dilta littoralis ? ... 201
F. — *Remarques à propos d'un travail de Yocom sur la conjugaison des chromosomes* .. 206
G. *Formation de l'acrosome* 207
H. — *L'hétérochromosome* 209
XII. — Résumé 210
Conclusions générales 213
Bibliographie 215

Bordeaux. — Imp. E. Drouillard, place de la Victoire, 3.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE :

1° **Les Algues iodifères ;**

2° **Les Insectes fossiles des Terrains oligocènes de France.**

Vu, bon à imprimer :
Le Président,
J. FEYTAUD

Vu et approuvé :
Le Doyen,
J. MERCIER

Vu et permis d'imprimer :
Bordeaux, le 6 Septembre 1941
L'Inspecteur général de l'Enseignement supérieur,
Recteur de l'Académie,
A. LIRONDELLE